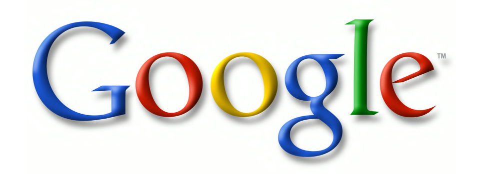
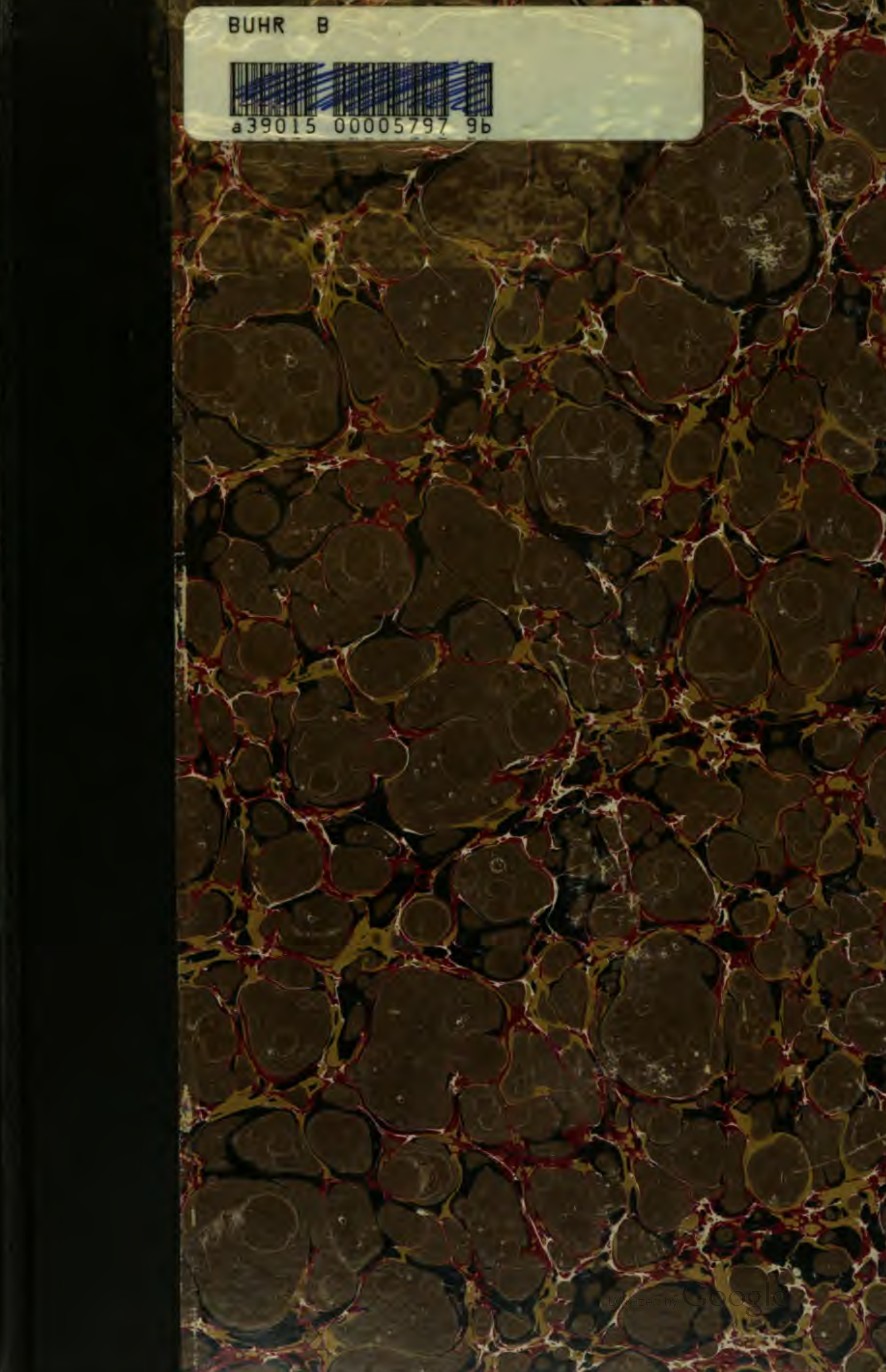
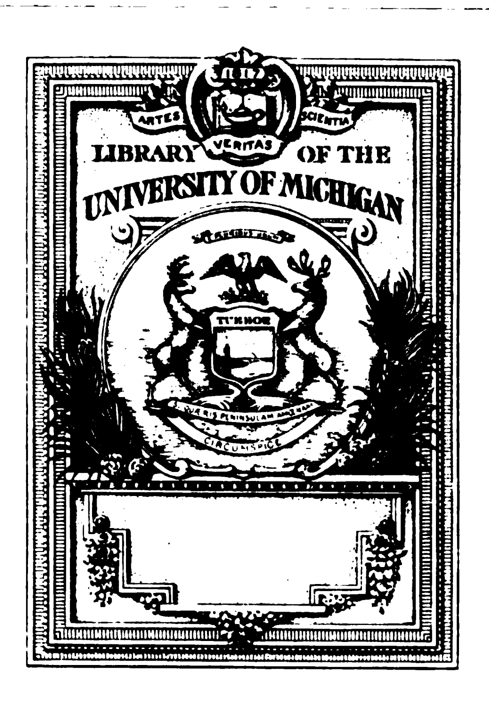
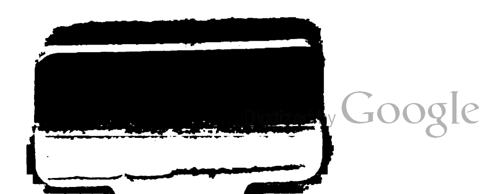





ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
CIRCUMSPICE



Abhandlungen zur theoretischen Biologie
herausgegeben von
Dr. Julius Schaxel
Professor an der Universität Jena
Heft 6

Probiologie und Organisationsstufen

Eine Hypothese und ihre Anwendung auf die Morphologie

von

Victor Franz

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1920

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin

Vorwort

Über den Inhalt der folgenden Abhandlung sei folgendes vorausgeschickt.

Kapitel I handelt über die Urzeugung und die Entstehung der mutmaßlich ältesten Lebensbetätigungen bis zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung oder Vermehrung durch Teilung. Es will jedoch nicht eine neue Urzeugungshypothese bringen, sondern mehr durch Herausschälung des Gemeinsamen und am ehesten Unbestreitbaren der verschiedenen heutigen Hypothesen ein verallgemeinertes Bild des heute Denkmöglichen entwerfen, um einen einwandfreien Unterbau für die weiteren Betrachtungen zu erhalten, soweit das eben einem Einzelnen gelingen mag.

Kapitel II behandelt die Entstehung des Zellentums und geht von der rein logischen Erwägung aus, daß aus den ursprünglich noch nicht zelligen Organismen entweder einzellige oder vielzellige zuerst entstanden sein müssen. Soweit berücksichtigt die Gedankenführung auch hier noch nach Möglichkeit den ganzen Bereich des an und für sich Denkbaren. Indem aber die etwaige Annahme der Entstehung des Vielzelligen aus dem Nichtzelligen nicht auf so große Schwierigkeiten stößt, wie man zunächst erwarten könnte, sondern in diesem Falle vielmehr wichtige Tatsachen aus der allgemeinen Cytologie, Morphologie und Physiologie ihre bisher fehlende Erklärung finden können, verdichtet sich die Betrachtung durchaus zu der Hypothese, daß das erste Zellenwesen vielzellig war.

Kapitel III behandelt sodann die mutmaßliche Entstehung der Einzeller aus Vielzellern, worüber ich mich schon bei früherer Gelegenheit, 1918, geäußert habe.

Kapitel IV dürfte die gewonnenen Ergebnisse stützen durch den Nachweis ihrer vorteilhaften Anwendbarkeit auf die allgemein anerkannte Lehre von den Abstufungen der Organisation im Tier- und Pflanzenreich. Insbesondere kommen die wenigen bisherigen Schwierigkeiten dieser Lehre zum Schwinden.

Kapitel V endlich mag als eine Art Anhang aufgefaßt werden, es erörtert die Frage, inwieweit wir berechtigt sind, die Zunahme der Organisationshöhe in der Phylogenesis als „Vervollkommnung" zu bezeichnen. Hängen auch diese Erörterungen mit denen über die Probiologie nicht mehr zusammen, sondern nur noch mit denen des Kapitel IV, und ist auch ihre ausführlichere spätere Behandlung geplant, so sind sie doch hier in der vorliegenden Form unerläßlich, und zwar deshalb, weil ich in der Vervollkommnungsfrage ebenso wie in der Frage der Organisationsstufen meinen früheren Standpunkt geändert habe.

Hierüber und über das Zustandekommen der unten folgenden Betrachtungen in mir seien hier noch folgende Worte gestattet. Seit 1907 habe ich dann und wann die Frage der Organisationsabstufungen oder sogenannten Vervollkommnungsgrade behandelt und nahm hierbei stets einen sehr skeptischen Standpunkt ein. Dem Deszendenzgedanken zwar durchaus zugeneigt, vermutete ich viel Anthropozentrisches in den herrschenden Anschauungen: man betrachte zu leicht das Menschenähnlichere als das Vollkommenere, Höhere, Kompliziertere und aus dem anscheinend Einfacheren Entstandene. Von diesem skeptischen Standpunkte aus konnte ich den Versuch wagen, die nach herrschender Meinung ursprünglichsten Tiere, die Protozoen, von vielzelligen Algen phylogenetisch abzuleiten, und fand dies durchführbar, worüber eine Arbeit von mir im Archiv für Protistenkunde Rechenschaft ablegt[1]).

Hierbei konnte ich aber nicht stehen bleiben, denn diese phylogenetische Ableitung der Protozoen von Vielzellern stößt, wie ich aus mündlichen Besprechungen der Frage nicht zu meiner Überraschung ersehe, namentlich aus dem einen Grunde auf Bedenken: wie sollten, fragt man sich, falls die Einzelligen nicht die ursprünglichsten unter den heutigen Organismen wären, jene Vielzelligen entstanden sein, aus denen die Einzeller durch Reduktion bis zur Einzelligkeit hervorgegangen wären?

Es wurde nun zwar mit der Ableitung der Protozoen von vielzelligen Algen an und für sich nicht bestritten, daß die vielzelligen Algen ihrerseits, und ebenso alle Metaphyten und alle Metazoen, in „urgrauer Vorzeit" einzellige Vorläufer gehabt haben

---

[1]) Zur phylogenetischen Stellung der Protisten, besonders der Protozoen. Archiv für Protistenkunde, Bd. 39, Heft 3, S. 263—288, 1918.

könnten. Ich darf also ausdrücklich betonen, daß meine Hypothese über die Protozoen nicht mit den unten folgenden Betrachtungen über die Probiologie steht und fällt. Vielmehr ließ ich bis 1918 die Frage nach der Entstehung des ersten zelligen Lebens noch offen, eingedenk der ungeheuren Zeiträume, die das organische Leben der Erde bereits in vorkambrischer Zeit hinter sich gehabt haben muß, die ich 1917 auf das Hundertfache der seit Beginn des Paläozoikums verstrichenen Zeit schätzte[1]), und die uns mehr Raum für Hypothesen lassen als die gegenwärtig der Überwindung entgegengehenden, einst von RATZEL[2]) so nachdrücklich bekämpften „zeitarmen Anschauungen“.

Wem indessen die Annahme einer zweimaligen Entstehung der Einzelligkeit — erstens durch Urzeugung aus dem Anorganischen, zweitens durch Reduktion von Vielzellern bis zur Einzelligkeit — gekünstelt erschiene, weil sie die unbeantwortete Frage nach sich zöge, weshalb die ursprünglichen Einzeller sich nicht bis heute hätten forterhalten können, dem bekenne ich nun doch gern, daß ich mehr zu der Annahme einer Entstehung des vielzelligen Zustandes aus dem nichtzelligen neige.

Und wenn es nun auch in einem Satze gesagt werden könnte, in welcher Weise man sich diesen Vorgang vorstellen kann, so rühren doch diese Betrachtungen so innig an die Fragen der Probiologie, daß ich gern Gelegenheit nehme, auch diese oder die mutmaßliche Geschichte des Lebenden bis zur Erreichung des allen heutigen Organismen Gemeinsamen in Kapitel I und II zusammenfassend zu behandeln.

Da ich diese Betrachtungen sehr gut auf die Lehre von den Organisationsstufen anwendbar finde, ohne daß deren früher mir begegnete Schwierigkeiten aufträten, gebe ich mit Kapitel IV und V meinen früheren extremen ablehnenden Standpunkt bezüglich dieser Lehre auf, zumal ich von ihnen auch bei Studien über Mormyriden[3]) und in meinem Innern bei der Beschäftigung mit paläonto-

---

[1]) Die Zeiträume der Phylogenesis, Biolog. Zentralbl., Bd. 37, 1917, S. 148—155.

[2]) F. RATZEL, Raum und Zeit in Geographie und Geologie. Herausgegeben von P. Barth. Leipzig, Johann Ambrosius Barth, 1907. Zum Teil auch enthalten in F. RATZEL, Die Zeitforderung in den Entwicklungswissenschaften. OSTWALDTs Annalen der Naturphilosophie, Bd. II, 1903.

[3]) Einige Hauptpunkte in der Organisation der Mormyriden, Biologisches Zentralblatt, Bd. 40, 1920, S. 1—15.

logisch-phylogenetischen Forschungsergebnissen schon etwas abschwenken mußte, und glaube, die Lehre von den Organisationsstufen jetzt besser begründen zu können als bisher.

Hoffentlich wird man nicht allzusehr die Kürze der folgenden Darstellung als einen Mangel empfinden. Gewiß hätte diese oder jene anderwärts veröffentlichte Ansicht, die ich heranziehe, von mir ausführlicher wiedergegeben werden können, wo ich mich mit kurzen Angaben oder mit einem bloßen Literaturhinweis begnüge. Mir schien die Kürze geboten, um die bei allgemeineren Erörterungen stets naheliegende Gefahr zu großer Breite zu vermeiden.

Jena, im Januar 1920.

Victor Franz

Inhalt

I. Das mutmaßliche vorzellige Leben und seine Entstehung

1. Bis zur Entstehung der Eiweißstoffe

Die Urzeugungshypothese von HAECKEL[1]) und die schon viel eingehender durchdachten von PFLÜGER[2]), F. J. ALLEN[3]) und RÜLF[4]) behandeln weniger die Entstehung des Lebens als die des organischen Stoffes. Aus ihnen, insbesondere aus den drei letzten, ist zu entnehmen, daß die Annahme, organische Stoffe, vielleicht selbst eiweißähnliche, konnten auf der Erde einst aus anorganischen entstehen unter Bedingungen, die heute im allgemeinen nicht mehr obwalten, vor der neuzeitlichen Chemie standhält. Und zwar konnten nach PFLÜGERs Cyanhypothese sogar schon unter Mitwirkung der Hitze des noch ganz oder teilweise glühenden Erdballs Stoffe, die wir heute organische nennen, auf dem Wege über das Cyan und die Cyansäure entstehen, während ALLEN und besonders RÜLF, die einen bereits stärker abgekühlten Erdball voraussetzen, uns auf elektrische Wirkungen als den möglichenfalls ursprünglichen Antrieb zur Stoffsynthese aufmerksam machen, die heute durch die Lichtenergie in der grünen Pflanze erfolgt: ALLEN spricht vom Blitz, der auch heute noch Stickstoffverbindungen zustande bringt, und nimmt einen ehemaligen Überfluß an Baustoffen im Wasser und die Sonnenenergie zur Hilfe, RÜLF denkt mehr an hohe elektrische Spannungen in der Atmosphäre, deren Wirkung vergleichbar wäre derjenigen bei der W. LÖBschen Formaldehydsynthese aus Kohlensäure und Wasser mit Hilfe

[1]) Generelle Morphologie, Bd. 1, 2. Buch. 1866.

[2]) Über die physiologische Verbrennung in den Organismen. PFLÜGERs Archiv, Bd. 10, 1875. S. 339—344.

[3]) What is Life? Proceedings of the Birmingham Natural history and Philosophical Society, vol. XI, part 1, 1899. 24 S.

[4]) Über das erste organische Assimilationsprodukt. Zeitschrift für allgemeine Physiologie, Bd. 6, 1907.

stiller elektrischer Entladung. Während wir uns besonders nach ALLEN die ersten organischen Stoffe bereits als in wässeriger Lösung befindlich vorstellen, konnte PFLÜGER sich dahin aussprechen, das Leben entstamme „dem Feuer“, wobei er allerdings die Cyansäure nur als halblebendig betrachtet und das erste Lebende in dem ersten Eiweiß erblickt, das sich erst nach der Erkaltung der Erde fertig gebildet habe, und über dessen Zustand — ob in Lösung oder nicht — nichts Bestimmtes angegeben wird. In Anlehnung an PFLÜGER meint auch ROUX[1]), dessen Urzeugungshypothese im übrigen weniger die chemische Seite des Problems und um so mehr die biologisch-funktionelle behandelt, daß der chemische Grundprozeß des Lebens „von der Flamme“ herstammen könne.

Der somit weite Spielraum für Annahmen über den Zeitpunkt und Zustand des Lebensanfangs dürfte sich einengen, wenn man als erstes Lebendes das betrachtet, was im dynamischen Gleichgewicht eines ununterbrochenen Stoffwechsels stand, eine Begriffsfassung, die berücksichtigen möchte, daß erst mit der Stoffwechseltätigkeit das Leben, insofern dieses selber eine Tätigkeit ist, begonnen haben kann. Dann war weder der organische Stoff schon lebend, der nach seiner Bildung längere Zeit im statischen, wenn auch „labilen“, relativ gefährdeten Gleichgewicht Bestand hatte, noch derjenige, welcher, wie vielleicht die Cyansäure, ebenso rasch zerfallen konnte, wie er sich gebildet hatte, sondern erst diejenige Stoffmasse, bei der sich Aufbau und Abbau beständig ergänzten wie bei den uns bekannten Lebewesen.

Die dauernde Erhaltung des dynamischen Stoffwechselgleichgewichts setzt nun wahrscheinlich die schon ruhigeren Verhältnisse eines mehr abgeklärten Erdballs voraus; und somit mag erst auf dem erkalteten Erdball das Leben entstanden sein, dessen Faden nicht wieder abriß, und seine Stoffe können wir uns am ehesten bereits als solche vorstellen, die im Wasser gelöst, für ihre Erhaltung ans Feuchte gebunden und nicht hitzebeständig wären. Die Stoffe werden bereits „organische“, also kompliziertere Kohlenstoffverbindungen, gewesen sein, zumal der beständige Stoffwechsel am ehesten anknüpfen dürfte an die leichte Zersetzbarkeit organischer Stoffe und an die starke Neigung des Kohlenstoffs zur Angliederung anderer Stoffe und zur Polymerisation in Verbin-

[1]) Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik, Heft 1, Leipzig 1905.

dungen. Die treibende Kraft des Stoffstroms aber braucht anfangs nicht unbedingt Sonnenenergie gewesen sein, sondern vielleicht statt dessen Erdenergie.

Ich sollte meinen, es kann nicht schwer sein, sich darüber zu einigen, daß ein solcher Zustand gewisser Materie auf der Erdoberfläche als das erste Leben gelten kann, wenn auch ROUX dafür hält, daß ein „Isoplasson“ nur erst zu den „Probionton“ zu rechnen sei und erst das „Automerizon“, das erste zur Selbstteilung befähigte Gebilde, das wirkliche Lebewesen erster Stufe darstelle. Die erste im dauernden „Isoplasson“-Zustande oder im beständigen Stoffwechsel befindliche Materie möge daher das Urlebewesen oder der Archivivus heißen.

Der Archivivus dürfte kaum als einheitliche Schicht die ganze Erdoberfläche bedeckt haben, sondern wahrscheinlicher wird er an vielen Stellen in sehr verschiedenen Formen und Größenverhältnissen, nicht minder in verschiedener chemischer Beschaffenheit, also, wenn man so sagen will, in einer Vielzahl von Arten bestanden haben.

Da zu einer gewissen Zeit Urerzeugungen von Archivivi nicht mehr stattfanden, so stehen die Archivivi von nun ab durchaus in jenem allgemeinsten, von DARWINS struggle for life noch weit verschiedenen Kampf ums Dasein, den auch alles Nichtlebende ständig durchmacht, und der immerhin zur Folge hat, daß von dem Bestehenden nach und nach infolge verschiedenster Einwirkungen vieles in seinem Zustande vernichtet wird außer demjenigen, was den erlittenen Einwirkungen gegenüber dauerfähig ist oder durch sie dauerfähig wird, und was mithin hernach dauerfähig, erhaltungsgemäß oder im verallgemeinerten Sinne angepaßt oder auch zweckmäßig dasteht. Daher wurden die Urlebensherde an Zahl immer weniger, an Gestaltung und Chemismus aber immer besser ihrem Dasein angepaßt. „Angepaßt“ ist dabei nicht unbedingt nur in dem Sinne zu verstehen, wie der Granit unserm Klima besser angepaßt ist als der Porphyr, sondern, da das Urleben durch seinen Stoffwechsel etwas Tätiges ist, schon zum Teil in dem Sinne, daß die Lebensherde „sich“ an veränderte Daseinsbedingungen anpassen konnten, wenigstens insoweit, als sie ihre Dauerfähigkeit erhöhten durch **Stoffwechselleistungen**, zum Beispiel sich mit einem Mantel von Stoffwechselschlacken als Wärme- oder Kälteschutzorgan umgeben konnten.

Wie dem nun im einzelnen auch gewesen sein mag, es werden die Archivivi, so viele von ihnen dauernden Bestand hatten, nach und nach bestimmtere und für die Erhaltung zweckmäßigere Form und Größe bekommen haben, zwei für jedes chemische Geschehen bedeutungsvolle Faktoren, womit sowohl die Individualisierung, falls nicht von Anfang an vorhanden, begann, als auch die Gestaltung und Organbildung ihren Fortgang nahm und die „Organisation", von der wir nun schon sprechen können, im allgemeinen immer komplizierter wurde. Nicht minder wird der Chemismus an Kompliziertheit und Zweckmäßigkeit zugenommen haben, die organischen Stoffe bekamen kompliziertere Zusammensetzung und werden von einem gewissen Zeitpunkt ab — also keineswegs seit Beginn des Lebens — zum Teil Eiweißstoffe gewesen sein, deren hochgradige Zweckmäßigkeit großenteils in dem kolloidalen Zustand ihrer Lösungen liegt, der viele Eigenschaften des Festen mit denen des Flüssigen verbinden kann. Vermutlich werden auch in Zukunft die organischen Stoffe ständig noch weiter an Kompliziertheit zunehmen, so daß nach einer Milliarde von Jahren bereits Übereiweißstoffe neben den Eiweißstoffen festzustellen sein könnten.

2. Die mutmaßliche Entstehung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung

Bei aller Zunahme an Dauerfähigkeit oder Zweckmäßigkeit würden die Archivivi vermutlich dennoch schon längst untergegangen sein, wenn nicht einst ihre Fortpflanzung als Teilung mit darauf folgender Widerergänzung begonnen hätte. Daß auf zufällig, passiv, durch äußere, verhältnismäßig rohe Einwirkung erfolgte Teilung die Wiederergänzung und somit das Wachstum folgte, erklärt sich als einfachste Wiederherstellung des gestörten Stoffwechselgleichgewichts. Das Wachstum betrachte ich also, beiläufig bemerkt, als Folge der Fortpflanzung, abweichend von der HAECKELschen Auffassung, Fortpflanzung sei in erster Linie ein Wachstum über das individuelle Maß hinaus. Ein Spezialfall der allgemeinen Gestaltung ist es, daß die Organismen nicht dauernd auf passive Zerteilung durch äußere Gewalten angewiesen blieben, sondern daß schließlich die überlebten, die sich von Zeit zu Zeit selbst teilten und somit in ROUXs Bezeichnungsweise „Automerizonten" waren.

Die Fortpflanzung, die ungeschlechtliche, wie wir vom heutigen Standpunkte aus sagen, bringt natürlich auch die ein-

fachste Art der Vererbung mit sich als Wiederherstellung des durch die Teilung gestörten Stoffwechselgleichgewichts und somit Wiederherstellung der alten Gestalt durch Wachstum. Bei verschiedenen Schicksalen der Teilungsabkömmlinge, mögen diese von vornherein untereinander verschieden ausfallen oder in verschiedene äußere Bedingungen geraten, kommt die Variation zustande. Diese einfache grundsätzliche ursächliche Erklärung der Vererbung und der Variation ist ja durchaus üblich, auch für den Fall komplizierterer Organismen.

Vom Wachstum unter Wiederherstellung der alten Gestalt ist ferner das Regenerationsvermögen anfangs, wie bekanntlich heute noch in manchen Fällen bei niederen Tieren und teilweise bei der Pflanze, überhaupt nicht scharf zu trennen. Es ist je nach seiner Leistungsfähigkeit die vollständige Wiederherstellung des alten Stoffwechselgleichgewichts oder stattdessen die abkürzende Herstellung eines neuen, einfacheren, und wird somit den Organismen auf jener Lebensstufe gleichfalls bereits eigen gewesen sein.

Alle bisher erwähnten Eigenschaften und Fähigkeiten konnten die Organismen erlangen, ohne daß sie von zelligem Aufbau hätten sein müssen. Über die Größenmaße dieser Organismen sahen wir uns zu keinen bestimmten Mutmaßungen veranlaßt. Es ergaben sich keine Gründe für die Annahme, daß die ersten Lebewesen hätten mikroskopisch klein sein müssen.

II. Die mutmaßliche Entwicklung des Zellentums

1. Die mutmaßliche Entstehung des Vielzelligen aus dem Nichtzelligen

Der Blick auf das heutige Organismenreich mit seinem überall durchgeführten Aufbau nach dem Zellenprinzip führt indessen unstreitig auf ein zelliges Wesen — oder auf einige solche, die einander ziemlich ähnlich gewesen wären — als Vorfahrenform der heutigen und der aus der Erdgeschichte bekannten Organismen. Mithin muß aus dem nichtzelligen Zustand einst der zellige entstanden sein.

Während für den Fall, daß das erste Zellenwesen einzellig gewesen wäre, die geläufigen Anschauungen gelten würden, nach denen der Zellenstaat aus beieinanderbleibenden Einzelzellen entstand

wie die Siphonophore aus beieinanderbleibenden Polypen, wolle man sich im folgenden mit mir vergegenwärtigen, wie sich die Anschauungen gestalten unter der Annahme, daß das erste zellige Leben vielzellig war.

Diese Annahme ergibt sich nämlich sofort als die natürlichste, sobald man nicht für gegeben erachtet, daß die heutigen Einzeller ursprünglicher seien als die Vielzeller. Ich setze zunächst voraus, daß man die Entstehung von Einzellern durch Reduktion von Vielzellern bis zur Einzelligkeit, wie sie für die Saccharomyzeten von vielen Botanikern angenommen wird, für die Eubakterien mehr oder weniger deutlich von Arthur Meyer, für die Pleurococcales von Pascher und für die Protozoen von mir ausgesprochen wurde, nicht unbedingt für unmöglich halte. Man halte sich auch vor Augen, welche hochgradige Übereinstimmung im Zellenbau, in der mitotischen Zellteilungsweise und in der Keimzellenbildung zwischen allen Pflanzen und Tieren besteht, sobald man nur von den Einzellern absieht, bei denen die Abweichungen ja auf sekundären Veränderungen beruhen können. Tiefliegende Übereinstimmungen deuten auf gemeinsame Abstammung von einem Wesen, welches diese Eigenschaften bereits besaß.

Um nun fortzuschreiten in der Probiologie oder „Prophylogenie", der hypothetischen Darstellung der Entwicklung des organischen Lebens bis zur Erreichung des Gemeinsamen aller heutigen Organismen oder des „Integrierenden", des fast allen Gemeinsamen und nur vereinzelten Abteilungen vermutlich infolge sekundärer Veränderungen Fehlenden, haben wir also darzulegen, wie aus dem Nichtzelligen das Vielzellige entstehen konnte, und zu versuchen, dem Vielzelligen dann in ungezwungener Weise jene Charaktere beizulegen, die allen heutigen Vielzellern gemeinsam sind.

Die Entstehung des vielzelligen Zustandes aus dem Nichtzelligen ist nicht grundsätzlich undenkbar. Allerdings läßt sich einstweilen die Herausbildung von komplizierten, chromosomenhaltigen und zur Mitose befähigten Zellkernen nicht im einzelnen ausmalen, sondern nur hinstellen als ein Fall von Gestaltung. Aber nicht dies ist der springende Punkt des etwaigen Vielzelligwerdens, vielmehr würde sich diese Schwierigkeit, die eine logische Schwierigkeit nicht ist, keineswegs vermindern bei der Annahme eines einzelligen Beginnes des Zellentums. Daß aber eine Vielzahl von stofflichen Zentren oder von „Kernen" im verallgemeinerten Sinne sich im Nichtzelligen bildete, deren jeder in

innige Beziehungen zu seiner plasmatischen Umgebung trat, ließe sich ebensowohl nach einer physikalischen wie nach einer biologischen Hypothese erklären. Beide will ich so kurz charakterisieren, wie es mir das Gegebene erscheint, da die Darlegung durchaus nicht speziell gehalten werden kann. Die physikalische Hypothese wäre die der Kondensation und würde den Vorgang vergleichen mit der Bildung einer Vielzahl von Wassertropfen oder Eiskristallen in einer Wolke. Die biologische Hypothese würde mit der Einwanderung einer kleinen Organismenart in eine größere rechnen, also einen Vergleichspunkt bei den in manchen niederen Tieren sowie in Flechten symbiotisch lebenden Zoochlorellen und Zooxanthellen finden; letztere Hypothese würde also zwar einzeln lebende Zellkerne vor dem vorzelligen Zustande annehmen, doch von ihnen weder das Einzellige, noch das Zellige von ihnen allein ableiten. Es läßt sich aber durchaus nicht sagen, ob diese „biologische" Hypothese die größere Wahrscheinlichkeit haben mag oder die „physikalische" Hypothese der Kondensation. Nach der einen wie nach der anderen Hypothese wäre zunächst zwar nur die Entstehung des Vielkernigen oder Plasmodialen dem Verständnis näher geführt, noch nicht die gegenseitige Abgrenzung von Plasmabereichen als Zellen um die Kerne. Doch ist jenes offenbar das Wesentlichere, während letzteres als eine viel speziellere Gestaltung einer genaueren Darlegung des „Wie" wiederum nicht bedarf, abgesehen davon, daß man Ansätze dazu in den zellenähnlichen Diffusionserzeugnissen von LEDUC[1]) und LIESEGANG[2]) erblicken kann.

Natürlich dürfen wir uns die ursprünglichsten Vielzeller nicht massiv vorstellen, außer etwa bis zur Größe eines Trichoplax. Waren sie mehr als wenige Millimeter groß, so müssen sie schon etwa soviel gestaltliche Differenzierung besessen haben wie etwa eine Spongie oder eine größere Alge, was ja nicht im mindesten unwahrscheinlich wäre.

Der Hervorgang des Vielzelligen aus dem Nichtzelligen scheint mir also sehr gut denkbar, und die Vielzelligkeit dürfte, einmal entstanden, wegen der hohen Bedeutung kleiner Massenumgrenzungen für die Diffusionsvorgänge oder, um ungefähr dasselbe biologisch auszudrücken, wegen des überall symbioseartigen Zu-

---

[1]) STÉPHANE LEDUC, Théorie physico-chimique de la vie et générations spontanées. Paris 1910. Im Original mir nicht zugänglich.

[2]) R. E. LIESEGANG: Nachahmung von Lebensvorgängen. III. Formkatalysatoren. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. 33, 1911, Heft 1 und 2.

sammenwirkens von Kern und Plasma sich fortan erhalten und bis zu dem Grade von Kompliziertheit des Zellkernbaues weiterentwickelt haben, der heute allen vielzelligen Pflanzen und Tieren eigen ist. Die hiermit ausgesprochene Annahme, daß nicht nur die Vielzelligkeit, sondern auch bereits der komplizierte, fast allen heutigen Lebewesen in den Hauptpunkten gemeinsame Zellkernbau, also auch die mitotische Zellteilungsweise, bereits den Organismen beigelegt werden muß, von welchen alle heutigen Organismen abstammen, scheint mir, wie nochmals betont sei, deshalb geboten, weil dieser cytomorphologische Besitz tatsächlich eine integrierende Eigenschaft der heutigen Organismen ist, ein gemeinsamer Besitz ihrer aller mit Ausnahme verhältnismäßig weniger; denn er fehlt oder erscheint in verschiedenem Grade verändert nur bei Einzelligen, die im Verhältnis zu der gesamten übrigen Tier- und Pflanzenwelt doch schließlich ein kleineres Kontingent bilden.

2. Die mutmaßliche Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung

Erachten wir nunmehr Zellen mit komplizierten Zellkernen, insbesondere mit dem Vorhandensein von Chromosomen in ihnen und mit von Zeit zu Zeit erfolgender Mitose, einmal für gegeben, wie wir es aus allgemeinsten Gründen heraus dürfen, so finden wir für die weiteren Betrachtungen einen willkommenen Anschluß an die allgemeinsten Tatsachen der geschlechtlichen Fortpflanzung der heutigen Organismen.

Nachdem nämlich die mitotische Zellteilung, wie wir sie heute bei den Metazoen und Metaphyten kennen, bereits ausgebildet, aber vielleicht noch nicht in allen Stücken ganz gefestigt war, könnte vielleicht dann und wann einmal aus irgend einem Grunde die Teilung der Chromosomen eine gewisse Hemmung erfahren haben, so daß die Zellteilung zu früh, vor vollendeter Teilung der Chromosomen, somit vor Verdoppelung der Chromosomenzahl, eintrat. Hierdurch mußte dann die unverdoppelte Chromosomenzahl sich auf die zwei Tochterzellen verteilen, und es entstanden zwei Zellen mit halber Chromosomenzahl. Diese würden vermutlich, wenn an der Oberfläche des Organismus gelegen, wie Fremdkörper der Ausstoßung verfallen und jede für sich zwar nicht lebensfähig sein, zumal wenn wir in den Chromosomen bereits Träger wichtiger Anlagen erblicken. Sie könnten aber, zumal

wenn solche ursprünglich abnorme Zellteilung sich öfters ereignet, im umgebenden feuchten Medium infolge der ihnen innewohnenden Stoffverwandtschaft zu zwei und zwei verschmelzen, damit wieder auf die volle Chromosomenzahl kommen und alsdann sich wieder zu einem ganzen Organismus ihrer Art herangenerieren. So etwa kann die geschlechtliche Fortpflanzung entstanden sein, bei der somit keineswegs die Eizelle eine einzellige phylogenetische Vorfahrenform des ganzen Organismus wiederholen würde, und sie hätte infolge der mit ihr besonders leicht gegebenen Möglichkeit der Produktion einer großen Vielzahl von Nachkommen sich als außerordentlich zweckmäßig erwiesen, mithin sich forterhalten und sich weiter ausgebildet. Im Kampf ums Dasein, der von nun ab, mit der großen Überproduktion von Nachkommen, ein struggle for existence im Sinne DARWINS war, konnten die Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung fernerhin alles nichtzellige oder auch nur nicht zur geschlechtlichen Fortpflanzung befähigte, weniger erhaltungsfähige und vielleicht schon ohnehin nicht mehr sehr arten- und zahlreiche Leben unterdrücken, und die ungeschlechtliche Fortpflanzung, die ihnen neben der geschlechtlichen noch vom nichtzelligen Zustand her eigen war, konnte viel von ihrer Bedeutung für die Arterhaltung verlieren.

So konnten — nach unserer Hypothese — allein Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung übrigbleiben und zu den Ahnen aller heutigen Organismen werden.

Diese Hypothese über die Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung scheint mir außer der heutigen weiten Verbreitung der geschlechtlichen Fortpflanzung im Organismenreich, die eine unbeschränkte im Bereich der Vielzeller ist, noch folgende Besonderheiten erklären zu können. Zunächst findet sich jetzt besser als früher eine ursächlich-phylogenetische Erklärung für die Lage der Keimdrüsen an der Oberfläche des Thallus bei niederen Pflanzen, wie Fucus, und in den oberflächlichen Zellschichten bei niedersten Tieren, wie im Ektoderm bei Hydrozoen, in Meso-Ektoderm bei Spongien, im Entoderm — auch dieses steht ja mit der Umwelt in Kontakt — bei Scyphozoen; erst sekundär erfolgt die Einlagerung der Keimzellen ins Mesoderm, so bei Anthozoen während der Ontogenese. — Sodann erklärt sich jetzt das Stattfinden der Reduktionsteilung vor der Verschmelzung von Ei- und Spermakern, wie es bei Metazoen ausnahmslos die Regel ist und im Pflanzenreich bei Fucus gleichfalls noch unverändert besteht, während

die Verschiebung der Reduktionsteilung um einen, einige oder schließlich zahlreiche Teilungsschritte hinter die Befruchtung bei den anderweitigen Pflanzen, für die das bekanntlich höchst charakteristisch ist, und einigen Einzellern sich ungezwungen als das Sekundäre ergibt, wofür man es ja auch gewöhnlich ansieht. Sodann lernen wir jetzt verstehen, warum der Reduktionsteilung eine normale Zellteilung stets rasch folgt, die ihrerseits erst die Spermien oder Eizellen ergibt, und die bisher jeder biologischen Erklärung entbehrte, vielmehr „unnötig" erschien, aber eine Folge davon sein könnte, daß die Reduktionsteilung ursprünglich, wie gesagt, eine verfrüht eingetretene Zellteilung gewesen sein mag, der die Vollendung der Chromosomenteilung noch folgte, was eine alsbaldige nochmalige Zellteilung erzwang. Endlich erklärt sich aus unserer Hypothese auch die unbestreitbare, obschon durch mancherlei Komplikationen nicht ganz eindeutige Regel des allmählichen Zurücktretens der ungeschlechtlichen Fortpflanzung und des Regenerationsvermögens mit höherer Organisation bei den Metazoen[1]) und — etwas weniger deutlich — Metaphyten. Denn je weiter die Organisation sich von dem Zustande entfernt, auf dem die geschlechtliche Fortpflanzung eintrat, um mehr kann im allgemeinen die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch die geschlechtliche verdrängt sein.

Wie ersichtlich, wurde im Vorstehenden bei den Ausführungen über die Reduktionsteilung angenommen, daß diese die erste der zwei rasch aufeinanderfolgenden Zellteilungen ist. Nähme man ferner als feststehend an, daß bei den heutigen Organismen vor dieser Reduktionsteilung eine Chromosomenkonjugation stattfindet, welche Annahme bei dem heutigen Stand der Zellenlehre ja mindestens möglich erscheint, so wäre es möglich, sich die ursprüngliche Hemmung der Chromosomenteilung veranlaßt zu denken durch eine vorausgegangene „zufällige" Chromosomenkonjugation, die damals noch nicht das Normale dargestellt hätte; und in diesem Falle würde sich sogar das Auftreten der Tetraden ziemlich ungezwungen ursächlich erklären: die Tetraden bestehen aus je zwei kopulierten Chromosomen, deren jedes sich zu teilen begonnen hat. Die aus der hiermit in Gang gesetzten Zellteilung hervorgehenden zwei Tochterzellen enthalten die aus der Konjugation wieder ge-

[1]) Vgl. hierüber auch D. V. HANSEMANN, Deszendenz und Pathologie. Berlin 1909, 488 S.



lösten, aber infolge der erlittenen Hemmung erst unvollständig geteilten, daher als Zweiergruppen erscheinenden Chromosomen, deren Teilung sich vollendet und damit eine nochmalige Zellteilung erzwingt. Diejenigen Fälle indessen, in welchen die Chromosomenreduktion bei der zweiten der beiden Tetradenteilungen erfolgt, könnten sekundär durch eine Umänderung des anderen, als älter angenommenen Modus entstanden sein, oder aber die zweite Teilung wurde durch die Wiedertrennung der gekoppelt gewesenen Chromosomen primär veranlaßt.

3. Die mutmaßliche gemeinsame Stammform der uns bekannten Organismen

Die weitere Ausgestaltung der geschlechtlichen Fortpflanzung mag vielleicht schon bei jenen ursprünglichen Zellenwesen auch zu jenen weiteren, im Synapsisstadium gipfelnden, heute noch nicht restlos aufgeklärten Vorgängen im Zellkern geführt haben, die der Reduktionsteilung vorangehen, vor allem aber zum sexuellen Dimorphismus unter Ausbildung großer plasmareicher Eier einerseits und kleiner begeißelter, beweglicher Spermien andererseits, da beide den gesamten Metazoen und im Pflanzenreich in typischer Ausbildung den einfachsten vielzelligen Pflanzen, wie Fucus und Volvox, eigen sind, während bei höheren Pflanzen zwar Veränderungen eintreten, aber die Begeißelung der Spermien bis Ginkgo und der Größenunterschied der beiden Geschlechtszellen noch darüber hinaus gewahrt bleibt.

Ein vielzelliges Wesen mit oberflächlich gelagerten Keimdrüsen und geschlechtlicher Fortpflanzung durch Eier und begeißelte Spermien nach erfolgter Chromosomenreduktion kann also als gemeinsame Stammform aller heutigen Metazoen und Metaphyten gedacht werden. Es mag vielleicht sogar nur in einer Spezies bestanden haben oder, wenn in mehreren, dann in untereinander noch soweit ähnlichen, daß wir uns über ihre etwaigen Unterschiede gegeneinander keine Rechenschaft geben können, da in den heutigen Nachfahren jener Wesen nur noch das ihnen Gemeinsame deutlich nachklingt. Mithin käme die Sachlage für uns etwa auf dasselbe hinaus, als wenn das uns bekannte Organismenreich monophyletischer Herkunft wäre. Jedenfalls ist die Annahme seiner monophyletischen Herkunft möglich und nicht unwahrscheinlich neben der Annahme der polyphyletischen Entstehung des ursprünglichsten Lebens, da

mit der Überproduktion von Nachkommen beim Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung jegliches andere Leben, soweit solches noch bestand, unterdrückt werden konnte.

Unter den heutigen Organismen gleichen jener hypothetischen Stammform am ehesten etwa Fucus und Hydra als einfach gebaute Organismen mit an der Körperoberfläche in typischer Weise entstehenden Eiern und begeißelten Spermien und mit Chromosomenreduktion vor der Befruchtung. Auch die Spongien wären hier zu nennen, zumal ihr die Keimzellen enthaltendes Mesoderm vom Ektoderm genetisch nicht zu trennen sein soll; doch ist ihre Entwicklung unter Verschluß des Urmunds und Neubildung des Stoma bereits eine weniger direkte als die von Hydra.

Dahingestellt bleibe, ob bei jener Stammform bereits drei von den vier aus der Ovocyte hervorgehenden Zellen als „Polzellen" zugrunde gingen und nur eine befruchtungsfähige Eizelle entstand, oder ob noch alle vier befruchtungsfähig waren. Ich würde das erstere annehmen, wenn nicht gerade bei Fucaceen noch letzteres neben jenem bestünde, wie aus OLTMANNS bekannten Angaben über die Eibildung der Fucaceen zu entnehmen. Wenn das nicht als sekundäre Rückkehr zum ursprünglichen Zustand gelten soll, dann mag sich die Rudimentierung dreier Zellen zugunsten der vierten mehrmals nebeneinander als überaus naheliegende zweckmäßige Ausgestaltung herangebildet haben — oder aber wäre dies ein Punkt, der doch auf eine Mehrzahl von untereinander sehr ähnlichen Stammformen schließen ließe, deren eine, ohne Abortiveier, den Fucaceen, die andere, mit Abortiveiern, den Metazoen zugrunde läge?

Dahingestellt bleibe auch, ob jene hypothetische Stammform bereits über Bewegung verfügt haben mag, außer derjenigen der männlichen Geschlechtszellen. Für allzu wahrscheinlich würde ich es nicht halten, weil sie eher von pflanzlichem als von tierischem Habitus zu denken ist, da das Pflanzliche, die anorganische Ernährung unter Mitwirkung einer Energiequelle und zwar wahrscheinlich schon längst der Sonnenenergie, das Ursprünglichere sein muß und unsere Stammform auf gerader Linie zwischen diesem Urzustand und dem von Fucus gesucht werden muß. Jedenfalls können die Arten tierischer Bewegung, die wir kennen, erst im Zelligen entstanden sein, da sie stets von einzelnen Zellen geleistet werden, und somit dürfte das Bewegungsvermögen wesentlich jünger sein als die ungeschlechtliche Fortpflanzung, während ROUX es als älter ansetzte.

Während die Frage nach der Zeit, in welcher der gemeinsame Ahn aller uns bekannten Organismen gelebt haben mag, nur dahin beantwortet werden möge, daß die seit ihm verstrichene Zeit mit dem Doppelten oder Dreifachen des frühpaläozoischen Alters eher zu kurz als zu lang bemessen schiene, führt die Frage nach der Örtlichkeit, wo er zu suchen wäre, zu der bestimmteren Antwort: im Feuchten, somit wahrscheinlich in einer salzreichen Feuchtigkeit, in der wohl auch einst die Urzeugung erfolgte, und die ehemals, bei größerem Salzreichtum der Erdoberfläche als heut, überhaupt in erster Linie in Betracht kommt — aber auch am Grunde des Wassers und zugleich im Sonnenlicht; also in einem Milieu, das mit dem der Uferzone des Meeres übereinkommt, wo ja heute noch massenhaft Fucaceen und andere Braunalgen sowie Hydroiden und überhaupt im ganzen die ursprünglicheren Organisleben, und wohin zuerst SIMROTH den Ursprung „des Lebens" und der meisten Lebensformen verlegte[1]).

III. Die phylogenetische Ableitung der Einzelligen von Vielzelligen

Es würde mir nun obliegen, darzulegen, wie mutmaßlich die Einzelligen entstanden.

Da dies aber bereits an anderer Stelle geschehen ist, fasse ich hier meine Ausführungen darüber nur in Kürze zusammen. Ich führte hauptsächlich folgendes aus[2]):

Nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Protozoen und irgendwelchen Metazoen bestehen bekanntlich nicht, sondern nur, wie es schon HAECKEL 1894 in der „Systematischen Phylogenie" aussprach, sehr innige zwischen „Protophyten", besonders Flagellaten, und „Metaphyten".

Für einige „Protisten"-Gruppen ist die Annahme, sie wären von „Metaphyten" abzuleiten, nicht völlig neu. Es ist dies vielmehr für die Saccharomyzeten die Annahme vieler Botaniker, und für die Eubakterien begründete ARTHUR MEYER die Annahme ihrer Herkunft von Ahnen mit verzweigten Hyphen, die ihrerseits

[1]) H. SIMROTH, Die Entstehung der Landtiere. Leipzig 1891.

[2]) Vgl. V. FRANZ, Zur Frage der phylogenetischen Stellung der Protisten, besonders der Protozoen. Archiv für Protistenkunde, Bd. 39, 1918, Heft 3, S. 263—288.

etwa im Bereich der Askomoyzeten und ihrer Ahnen, der Rotalgen, zu suchen wären.

Was die Protozoen betrifft, so vermag PASCHERS Ableitung des amöboiden vom Flagellatenzustand die Herleitung der gesamten Protozoen von den vielzelligen Algen über die Flagellaten zu unterstützen, eine Hypothese, für die ferner folgendes spricht.

Die Übereinstimmungen zwischen Metazoen und niederen Metaphyten, besonders Braunalgen, in der auch noch bei höheren Pflanzen herrschenden mitotischen Zellteilung, im sexuellen Dimorphismus der Keimzellen durch Ausbildung begeißelter Spermien und plasmareicher Eier, im Zeitpunkt der Reduktionsteilung vor der Befruchtung — Fucus! — und in der Polzellenbildung läßt diese tiefliegenden Zelleigenschaften als ursprünglichen gemeinsamen Besitz eines gemeinsamen Ahnen der Metazoen und der vielzelligen Algen erscheinen, und somit erscheinen die bei Einzellern herrschenden Abweichungen — oft veränderte oder vereinfachte Mitose bis zur Amitose, abklingende Sexualität bis zu ihrem Fehlen, Verschiebung der Reduktionsteilung nach vorn, Chromatinreduktion nur durch abortierende dem Plasma einverleibt bleibende Kerne — als sekundäre Veränderungen, als ob bei einzelliger Organisation das sonst Stereotype nicht mehr zäh festgehalten werden konnte.

Die bei den ursprünglicheren Protozoen — Flagellaten bis einfacheren Rhizopoden — gegenüber den vielzelligen Braun- und Grünalgen zu findenden Vereinfachungen der Sexualität und Vereinfachungen des Zellenbaues, wie insbesondere Verdünnung der Zellmembran und Vereinfachung des Kernbaues bis zum Fehlen des Kerns bei Spirochäten, lassen sich in Parallele setzen zu entsprechenden Vereinfachungen bei Saccharomyzeten und Eubakterien gegenüber den Askomyzeten.

Wir können in nichts den Protozoen eine besondere Ursprünglichkeit ansehen, vielmehr ihre Eigentümlichkeiten, wie die Kleinheit und unter anderem die organlose, bis zu gewissem Grade einfach-physikalisch erklärbare amöboide Bewegung, als Anpassungen an die Daseinsbedingungen erklären.

Der Hervorgang der Flagellaten und somit der Protozoen aus vielzelligen algenartigen Wesen dürfte durch allmähliche Reduktion bis zur Einzelligkeit erfolgt sein, so daß die Übergangsformen in erster Näherung etwa so ausgesehen haben werden wie die zahlreichen wenigzelligen Formen im Bereich der heutigen

chlorophyllführenden Thallophyten. Da aber gleichzeitiger Besitz von Chlorophyll und von Bewegung durch Geißeln am ehesten kleinen Organismen nützen kann, ist das einzellige Flagellat heute in größtem Artenreichtum vertreten.

Aus diesen Gründen erachte ich die Herkunft der Protozoen von vielzelligen Algen für wahrscheinlich. Es erscheint mir schließlich nicht zu kühn, zu vermuten, daß auch diejenigen Einzeller von vielzelligen Thallophyten herstammen werden, für die dieser Nachweis bisher noch nicht versucht worden ist, wie die Konjugaten, Diatomeen und Cyanophyceen.

Seitdem ich diese Ansichten veröffentlichte, fand sich als für sie sprechend, insbesondere für die relativ nahe Verwandtschaft der durch kein Protistenreich mehr getrennten Fucaceen und niederen Metazoen, noch der Befund MEVES'[1]) von einem aus „Plastosomen" bestehenden „Plastomer" in den Spermien von Fucus, das entsprechenden Bestandteilen in den Spermien der verschiedensten Metazoen durchaus vergleichbar ist, während bei Chara bereits erheblich abweichende Verhältnisse obwalten.

Auch bemerkte ich erst neuerdings, daß PASCHER für eine Gruppe von einzelligen Algen, die Pleurococcales, die Abstammung von mehrzelligen Fadenalgen, Ulotrichales, annimmt, was also ein weiterer Fall von mutmaßlich sekundärer Einzelligkeit ist, durch den die vorerwähnten um so weniger isoliert dastehen[2]).

Vor allem aber finde ich meine Auffassungen gestützt durch die Erforschungsgeschichte der Protozoen. Die Geschichte der Protozoenforschung, wie sie BÜTSCHLI meisterhaft geschrieben hat[3]), kann uns nämlich darüber belehren, auf welche Weise allmählich die Anschauung, von Protozoen stammten die Metaphyten und die Metazoen ab, zustandekommen konnte, ohne daß man die Frage prüfte, ob es nicht statthaft wäre, die Reihen von Übergangsformen, soweit sie, wie nach heutiger Kenntnis nur noch zwischen Protozoon und Metaphyt, tatsächlich vorliegen, auch in entgegengesetzter Richtung zu lesen. Und zwar ergab sich die Ansicht, die „Infusionstierchen" seien die ersten, ursprünglichsten

---

[1]) FR. MEVES, Zur Kenntnis des Baues pflanzlicher Spermien. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 91, S. 272—311.

[2]) ADOLF PASCHER: Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, Heft 6, Seite 1. Jena 1914.

[3]) In: O. BÜTSCHLI, Protozoa. In: H. G. BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. I, III. Abteilung. Leipzig 1887—1889. S. 1115 und 1136.

Lebensformen, zunächst aus dem alten Urzeugungsglauben, der erst um 1862 durch PASTEUR fast endgültig überwundenen Mutmaßung, es könnten noch gegenwärtig Urzeugungen erfolgen, jener Annahme, die ihrerseits ein Ausfluß des zwar berechtigten Entwicklungsgedankens im allgemeinsten Sinne war, aber in die Irre ging, wenn sie in den neuentdeckten, kleinen, noch wenig bekannten Lebewesen Stützpunkte suchte. So bei BUFFON, OKEN und LAMARCK, während den guten Beobachtern des mikroskopischen Lebens, wie seinem Entdecker LEEUWENHOEK um 1675, die starke Vermehrung der Protozoen schon bekannt war und SPALLANZANI, um 1768, wie später EHRENBERG die Übertragung der „Keime" durch die Luft richtig vermutete. Insbesondere schuf, durchaus fest im Urzeugungsglauben, OKEN 1805[1]) für die Infusionstiere den früher in diesem Sinne nicht gebrauchten, in ganz anderem — für einen allgemeinen Tiertypus — allerdings schon bei GOETHE vorkommenden Namen „Urtiere", den GOLDFUSS 1820[2]) mit „Protozoa" übersetzte. Die Worte OKENs, denen wir den Ausdruck „Urtiere" im heute gebräuchlichen Sinn des Wortes verdanken, lauten: „Wenn alles Fleisch zerfällt in Infusorien, so läßt sich der Satz umkehren, und es müssen alle höheren Tiere aus diesen als ihren Bestandteilen bestehen. — Wir nennen sie daher Urtiere, von denen ich behaupte, daß sie bei der Schöpfung eben so allgemein und unvertilgbar entstanden als Erde, Luft und Wasser; daß sie . . . nicht bloß den Urstoff der Tiere, sondern auch der Pflanzen ausmachen."

Damals war der Begriff Protozoen noch keineswegs auch nur so scharf umgrenzt wie heute der Sammelbegriff Protisten, die Einzelligkeit war ja noch nicht bekannt. Nach dem Siegeszuge der Abstammungslehre und mit der Stammbaumforschung rückten bei HAECKEL die „Protisten" an die Wurzel des Stammbaumes, übrigens nicht ganz mit einem Male, sondern in der „Generellen Morphologie", 1866, findet sich diese Auffassung noch weniger deutlich ausgesprochen als in den späteren Werken des Jenaer Forschers. Nachdem es der Zellenlehre und Zellenforschung durch BARRY 1843 und SIEBOLD 1845 gelungen, die Einzelligkeit derjenigen Wesen auszumachen, die den Kern des „Protistenreiches" darstellten, und diese Erkenntnis sich im Laufe der nächsten zwei bis drei Jahrzehnte durchsetzte, konnten diese zellulären Einheiten, die sie tatsächlich sind, als solche allerdings

---

[1]) Dr. OKEN, Über die Zeugung. Bamberg und Würzburg 1805, S. 22.

[2]) G. A. GOLDFUSS, Handbuch der Zoologie. Bd. I. 1820. S. 57.

sehr leicht in der Annahme bestärken, sie seien ursprünglicher als die Vielzelligen, und die Kernlosen oder „Moneren“ seien ursprünglicher als die Kernhaltigen.

Denn allezeit hat der Gedanke, das Kompliziertere stamme vom Einfacheren ab, zunächst das Übergewicht über den der Rückbildung, und namentlich war das in früheren Zeiten so, da erst etwa seit DARWIN die alsdann besonders von HAECKEL für viele Fälle betonte Rückbildung in der Phylogenese etwas Bekannteres wurde, wovon LAMARCK noch nichts wußte. Tatsächlich ist Zunahme an Kompliziertheit der häufigere, der allgemeinere Fall, wogegen freilich für so manche Fälle die Morphologie sich zu einer der früheren und allgemeineren Auffassung entgegengesetzten bekannt hat, so neuerdings für das Verhältnis der Amöben zu den Flagellaten, der Protococcales zu den Ulotrichales, der Saccharomyzeten wie der Eubakterien zu den Ascomyzeten, der Ricciaceen zu den komplizierteren Lebermoosen, teilweise auch der Cyclostomen zu den Fischen sowie der „niederen“ Affen zu den „höheren“.

So wird auch in Zukunft zu prüfen sein, ob das Flagellat eine vereinfachte Alge sein kann[1]).

IV. Die Organisationsgrade der heutigen Organismen

1. Organisationsgrade gibt es nur für die Morphologie

Es wurden im Vorstehenden wiederholt Organismengruppen als „niedere“ oder „höhere“ zusammenfassend bezeichnet.

[1]) Eine nachträgliche Bemerkung, beim Korrekturlesen eingefügt: Ich möchte nicht unterlassen, zu erwähnen, daß vor wenigen Tagen ähnliche Ansichten wie die in Kapitel II und III dargelegten auch von anderer Seite ausgesprochen wurden, und zwar mit den kurzen Worten: These IV: „Die ersten Lebewesen brauchen nicht notwendig einzellige Individuen zu sein. Wahrscheinlicher ist sogar, daß sie gleich als mehrzellige Organismen aus der lebenden Substanz hervorgingen. Die Einzelligen sind spätere regressive Zerfallsprodukte, Involutionserscheinungen. Die (intermediäre) Rückbildung hat überhaupt bei den Erscheinungen des Lebens die größte Bedeutung.“ — Diesen mir zufällig bekanntgewordenen Sätzen von Dr. FERDINAND MAACK, Hamburg, in „Thesen über den Ursprung des Lebens“ in der Beilage der Juninummer der populären „Astronomischen Zeitschrift“ 1920, S. 83—85, kann ich nur zustimmen, so wenig ich mich auch mit den meisten anderen Thesen dieses Autors, wie mit der folgenden: „Die biogenetischen Fermente stammen her von vierdimensionaler Materie (d. h. Materie des vierdimensionalen Raumes)“, befreunden kann. Das Abschwenken von der bisherigen Auffassung, das Leben habe einzellig begonnen, scheint demnach bereits etwas in der Luft zu liegen. 12. Juni 1920.

Den Inhalt dieser und ähnlicher Begriffe wollen wir im folgenden im Anschluß an die vorstehenden Betrachtungen möglichst scharf zu fassen versuchen.

Mehrere neuzeitliche Gesichtspunkte haben ja die Klarheit über diese Begriffe bei einigen Forschern beeinträchtigt und zu Ablehnungen jeglicher Beurteilung der Organismen nach Organisations- oder Vollkommenheitsgraden geführt.

So konnte, bei voller Anerkennung der zunehmenden Kompliziertheit, VERWORN als Antithese der teleologischen Betrachtung den Satz aussprechen, die Annahme, daß der Mensch vollkommener sei als eine Amöbe, bleibe immer eine willkürliche, und wenn wir die Entwicklung eine Vervollkommnung nennen, so sei das nichts weiter als eine Konvention. Ohne teleologischen Einschlag sei der Begriff des Fortschritts und der Vervollkommnung wesenlos[1]). RICKERT erkennt nach einer genauen Analyse des Wertbegriffs den Naturwissenschaften und insbesondere der Entwicklungslehre das Recht ab, in Wertbegriffen wie dem des Fortschritts zum Höheren und der Vervollkommnung zu denken[2]). Ich selber habe mich wiederholt in ähnlichem Sinne und darüber hinausgehend ausgesprochen: die höhere oder vollkommenere Organisation sei die menschenähnlichere, und die Verkennung dieser Tatsache habe dazu geführt, daß man die Organismengruppen durch Abstammungslinien in der Richtung vom Menschenunähnlichsten zum Menschenähnlichsten verband und jenen mehr Einfachheit der Organisation zuschrieb als diesen[3]). Daß solche Betrachtungen, obwohl heute nur noch zu einem Teil ihres Inhaltes und keineswegs mit den Worten, in welche sie seinerzeit gefaßt wurden, aufrechterhaltbar, nicht vollständig in der Luft schwebten, sondern auf irgendwas fußten, was in den früheren biologischen Anschauungen und bei der Bildung der Begriffe des „Höheren“ und „Niederen“ noch nicht berücksichtigt war, dürfte schon daraus hervorgehen, daß ein englischer Forscher, DOBELL, unabhängig von mir gleichzeitig zu so weitgehend denselben Betrachtungen kommen konnte, daß er bei deren Darlegung oftmals fast genau dieselben Sätze formulierte und dieselben Zitate aus Schriften

[1]) Allgemeine Physiologie, 6. Auflage, 1915, S. 390—391.

[2]) HEINRICH RICKERT, Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. 2. Aufl., Tübingen 1913.

[3]) Was ist ein „höherer Organismus“? Biologisches Zentralblatt Bd. 31, 1911, Heft 1.

anderer Forscher gebrauchte wie ich[1]. Auch DOBELL hebt diese bemerkenswerte Tatsache in seiner Arbeit, nach deren Abschluß im Manuskript ihm die meinige bekannt wurde, zutreffend hervor.

Ich weiß, daß meine Darlegungen einige Anregungen gegeben haben. Viele Forscher allerdings mögen ihnen nichts abgewonnen haben, einige haben sie mißverstanden und mich zum „Gegner der Abstammungslehre" gemacht. Die Probleme aber waren wohl des genauen Durchdenkens wert, und das Zutreffende an meinen früheren Ausführungen darüber und dasjenige, was sie veranlaßt hat, war hauptsächlich Folgendes: einmal der schon von KARL ERNST V. BAER[2]) geübte Widerspruch gegen jene anthropozentrische Anschauung, nach welcher der Mensch durchaus den höchst entwickelten Organismus im Tierreich darstellen sollte; zweitens etwa die seither in den oben[3]) erwähnten Fällen bestätigte Mutmaßung, manche Auffassung in der Stammbaumkunde werde noch in dem Sinne zu revidieren sein, daß die einfachere und damit an Gesamtorganisation dem Menschen weniger ähnliche Form dennoch das Endglied darstelle, statt, wie nach zuvoriger Betrachtung, das relative Anfangsglied; drittens wird auch richtig gewesen sein, daß man öfter Kompliziertheiten der Organisation zu übersehen pflegte, weil man den Menschen und den Grad der Menschenähnlichkeit, der Übereinstimmung mit der Organisation des Menschen, zum Maßstab nahm: so übersah man die ungemein hohe Kompliziertheit des Gehirns der Teleostier gegenüber der viel einfacheren Beschaffenheit dieses Organs bei den Amphibien; nur der Umstand, daß man zu vergleichen suchte, wieviel Großhirn oder Pallium die einzelnen Wirbeltierklassen besäßen, daß man also durchaus anthropomorph verglich, führte zu der Ansicht von einem ungemein tiefstehenden Teleostiergehirn. Viertens war ein Zweifel an etwaiger biogenetischer Auswertung des Physikalisch-Erklärbaren an Amöben berechtigt. Fünftens, und das ist das Wichtigste, haben die neuzeitlichen Forschungen der Entwicklungsmechanik, der allgemeinen Physiologie und der Zytologie deutlich gezeigt, daß in den allgemeinen Lebensleistungen und in der allgemeinen Struktur der lebenden Materie nicht Abstufungen bestehen, die den Abstufun-

---

[1]) C. CLIFFORD DOBELL, The Principles of Protistology. Archiv für Protistenkunde, Bd. 23, 1911.

[2]) Über Entwicklungsgeschichte der Tiere, Beobachtung und Reflexion. I. Königsberg 1828. S. 203 ff.

[3]) Siehe S. 17.

gen des morphologischen Organisationsgrades parallel gingen; vielmehr besteht überall im Organismenreiche fast gleiche Entelechie[1]), fast gleiche Reizbarkeit, fast gleicher Zellkernbau und Kompliziertheitsgrad der Zellen. Gegenüber dieser überall fast gleichmäßigen und keineswegs in phylogenetischer Reihenfolge abgestuften Kompliziertheit der Organismen, die ehedem nicht bekannt und daher noch nicht gegenüber der Lehre von der Stufenfolge betont worden war, sind die Abstufungen in der Gestalt tatsächlich etwas Sekundäres, etwas Äußerliches, das man überschätzt hat, solange man die einfacheren Organisationen für dem Lebensanfang näherstehend hielt als die komplizierteren. Sechstens waren mit RATZEL die gewaltigen Zeitforderungen der Biologie und Paläontologie zu betonen.

Hauptsächlich Punkt 2 nebst etwa Punkt 4 konnten mich zu Betrachtungen über die Phylogenese der Protozoen und damit zu den oben dargelegten Ergebnissen in dieser Frage führen, Punkt 5 und 6 zur Konzeption der gemeinsamen vielzelligen Stammform aller uns bekannten Organismen und zu den weiteren oben dargelegten Betrachtungen zur Probiologie.

Durch Anwendung dieser Betrachtungen auf die Beurteilung der Organisationsgrade der uns bekannten Organismen dürfte sich nunmehr der Widerspruch lösen, der eine Zeit lang zwischen dem Ergebnis der vergleichend-morphologischen und der allgemein-biologischen sowie zytologischen Beurteilung der Lebensformen bestehen konnte. In den allgemeinen Eigenschaften des Lebenden stehen tatsächlich alle uns bekannten Organismen gleich hoch und zwar auf der Stufe, die schon ihre gemeinsame vielzellige Stammform erreicht hatte. In ihrer Gestaltung aber stehen sie verschieden hoch, die einen stehen jener gemeinsamen, noch sehr einfach organisiert zu denkenden Stammform näher, die anderen entfernter vermöge ungleich schneller phylogenetischer Umbildung, die auch noch die paläontologischen Reihen zeigen. Die in diesem Sinne verschieden hoch Organisierten sind vom Lebensanfang alle gleich weit entfernt; verschieden weit entfernt sind sie

---

[1]) Unter Entelechie sei hier dasselbe verstanden wie bei DRIESCH, soweit es sich um sinnlich wahrnehmbare Erscheinungen handelt. Ich suche mir diese aber grundsätzlich teils physikochemisch, teils darwinistisch zu erklären, also so, wie schon ROUX sich die von ihm analysierten Fälle von direkter Anpassung erklärte. Die Entelechie bei Infusorien erkennt man aus ISHIKAWAS Ermittelungen über Wundheilung bei diesen Tieren, Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. 35, 1912, S. 1—29.



eben nur von der gegenüber dem Lebensanfang relativ späten gemeinsamen Stammform.

Damit ergibt sich die Beurteilung der Organismen nach Organisationsgraden als ein Vorrecht der Morphologie oder vergleichenden Anatomie, auf deren Boden ihr ja auch stets gehuldigt und um so weniger die Kritik verstanden wurde, die mehr von den allgemein-biologischen Gesichtspunkten der neuesten Forschungsrichtungen eingegeben war. Ein Vorrecht der Morphologie, wenigstens der Hauptsache nach; genauer gesagt; ein Vorrecht der vergleichenden Anatomie und der Lehre von den Regenerationserscheinungen; dies wird aber auch das Hauptsächlichste sein.

Denn wenn nunmehr die unterste Stufe der Organisation diejenigen Wesen einnehmen, welche der gemeinsamen Stammform aller am meisten gleichen, so sind das diejenigen, welche eine einfache Morphologie, bei oberflächlicher Lage der Keimdrüsen, verbinden mit noch starker Neigung zur altererbten ungeschlechtlichen Fortpflanzung und mit einem ihr wesensverwandten hohen Regenerationsvermögen. Und je verwickelter die Morphologie, um so geringer pflegen ja in der Tat ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regenerationsvermögen ausgebildet zu sein. Diese Qualitäten sind ja, wie die Betrachtung der Organismenformen stets ergeben hat, im allgemeinen — wenngleich beim Regenerationsvermögen auch noch anderes mitspielt — miteinander kommensurabel oder einander umgekehrt proportional, und sie ergeben daher die Kennzeichen der Organisationsstufen, des „Niedern“ und des „Höheren“. Wobei das „Niedere“ indessen zunächst nur insofern „nieder“ ist, als die Eins eine niedrigere Zahl ist als die Zwei; es steht auf einer niedrigeren, dem gemeinsamen Ausgangspunkte näheren Stufe.

2. Die Abstufung des Tierreichs ist eine andere als die des Pflanzenreichs

Sucht man diese Betrachtungen nun auf das Tierreich und Pflanzenreich anzuwenden, so kann es nicht in beiden in genau der gleichen Weise geschehen. Während im Metazoenreich die morphologischen Hauptstufen, die Cölenteraten, die echordaten Cölenterien und die Chordaten, eine deutliche Abnahme von ungeschlechtlicher Fortpflanzung und Regenerationsvermögen von Stufe zu Stufe sowie innerhalb der einzelnen Stufen zeigen, steht

das Reich der „Phytophylen“, wie ich die Metaphyten samt ihren einzellig gewordenen Seitenästen zusammenfassend nannte, darin doch etwas anders da: eine überall etwa gleichstarke Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung und nur ein im Bereich der Thallophyten und Protozoen noch etwas stärkeres, bei den Archegoniaten und den Phanerogamen aber wiederum überall etwa gleichstarkes, dem tierischen gegenüber vermindertes Regenerationsvermögen, und dennoch bei ihnen Abstufungen in der Morphologie und zwar wenn auch nicht schärfere, so doch sinnfälligere als bei den Metazoen. Bei den Archegoniaten und Phanerogamen sind also die morphologischen und die regeneratorischen Qualitäten einander nicht kommensurabel, nicht umgekehrt proportional, und diese wichtige, viel ausmachende Ausnahme von der Regel muß einen besonderen Grund haben.

Er dürfte darin zu suchen sein, daß sich die Reduktionsteilung, die bei *Fucus* noch an derselben Stelle wie bei den Metazoen, vor der Verschmelzung von Ei- und Spermakern, erfolgt[1]), sich bei den übrigen vielzelligen Algen und allen höheren Pflanzenstufen um meist zahlreiche Teilungsschritte nach vorn verschob, wodurch eine doppeltchromosomige Zellgeneration entstand, die Sporophytgeneration, die freilich bei der Sporenbildung unter Reduktionsteilung wieder auf den einfachchromosomigen Zustand zurückführt, bis dahin aber schon zum Teil bei den Algen, noch mehr bei allen Archegoniaten und Phanerogamen neue Gestaltungspotenzen betätigt, die nach und nach zu stärkstem Überwiegen des Sporophyten über den Gametophyten führen und zugleich ersteren von Stamm zu Stamm zu stärkerer Kompliziertheit heranbilden. Ich meine also, der diploide Zustand konnte das Tempo der morphologischen Veränderungen beschleunigen, während eine beschleunigte Verminderung der regeneratorischen Fähigkeiten damit nicht gegeben war. Namentlich von der Auffassung aus, daß die Chromosomen die Träger der am Körper zur Ausbildung gelangenden Anlagen, in erster Linie also der gestaltlichen Anlagen, sind, dürfte diese Begründung für den sehr verschiedenen Aufbau des Metazoen- und des Metaphytenreiches zureichend erscheinen.

---

[1]) Man versteht wohl: Ich schließe mich nicht der Auffassung an, bei *Fucus* sei die diploide Generation in Wegfall gekommen, sondern meine, sie habe hier nie bestanden.



Hiermit bin ich am Ende desjenigen, was ich über die Anwendung der Probiologie auf die Organisationsstufen diesmal zu sagen habe. Das folgende Kapitel kann daher als eine Art Anhang aufgefaßt werden.

V. Inwiefern sind die Organisationsgrade Vervollkommnungsgrade?

1. Als „Vervollkommnung“ gilt „Differenzierung und Zentralisation“

Faßten wir bisher die Stufen der Organisation oder der Kompliziertheit, Differenzierung oder morphologischen „Verwickelung“, welcher Ausdruck vielleicht am besten die so wichtigen allmählichen Komplizierungen der Ontogenese umfaßt, nur als solche ins Auge, die wie niedrigere und höhere Zahlen aufeinanderfolgen, so fragt sich nunmehr, ob mit diesem allgemeinen Entwicklungsfortschritt irgend etwas verbunden ist, was wir mit DARWIN und anderen früheren Forschern und gemäß einem bis in die Gegenwart herrschenden Brauch „Vervollkommnung“ nennen dürfen.

Diese Frage hängt zwar mit der Probiologie nicht mehr zusammen, doch möchte ich aus den im Vorwort erwähnten Gründen auch diesen Punkt noch erledigen, zumal erst damit die Ausführungen über die Organisationsstufen ihren Abschluß finden. Eine spätere ausführlichere Behandlung dieses Gegenstandes ist geplant[1]).

Zunächst ist zwar das Leben ebensogut auf der niedrigsten Stufe der Organisation möglich wie auf der letzten. Ja durch den stärkeren Grad von Regenerationsvermögen erscheint es sogar auf jener für viele Fälle besser sichergestellt; auch könnte man vermuten, kompliziertere Organisation schränke die Daseinsbedingungen ein.

Gerade das letztere aber wird doch nicht immer der Fall sein, und darin, daß die kompliziertere Organisation bis zu gewissem Grade die Daseinsbedingungen erweitern kann, scheint mir etwas zu liegen, was man in gewissem Sinne Vervollkommnung nennen darf.

---

[1]) Die darüber handelnde Schrift „Die Vervollkommnung in der lebenden Natur. Eine Studie über ein Naturgesetz“ wird kaum viel später als die vorliegende Arbeit bei GUSTAV FISCHER in Jena erscheinen.

Die Vervollkommnungsfrage ist von zahlreichen älteren Forschern, darunter KARL ERNST VON BAER, und bis in die Gegenwart von vielen der bedeutendsten Deszendenztheoretiker, wie DARWIN, HAECKEL, PLATE[1]), KAMMERER[2]), behandelt worden, und mein Versuch, sie zu lösen, will nur zum Teil etwas Neues gegenüber früheren Lösungsversuchen darstellen, in anderer Hinsicht aber mehr die Zusammenfassung von zutreffenden Gedanken der früheren.

Daß zunehmende Kompliziertheit der Organisation, obwohl sie auch abseitige Spezialisationen umfaßt und somit an sich etwas anderes ist als Anpassung an erweiterte Daseinsbedingungen, im Organismenreiche dennoch oft diese mit sich bringen kann, scheint mir wesentlich auf der Eigenart des Kampfes ums Dasein der Organismen zu beruhen, der gegenüber dem allgemeinen Kampf ums Dasein jeglicher anorganischen Gebilde ein verschärfter ist infolge der Überproduktion an Nachkommen. Durch sie wird er zu einem Kampf aller gegen alle, und nur noch in dem Fall, daß Organismen etwa durch Übergang zur festsitzenden Lebensweise in einem zuvor nicht beanspruchten Teil des Lebensraums oder durch Schmarotzerleben in anderen Organismen sich diesem Kampfe entziehen oder aber durch irgendwelche einseitige hochgradige Divergenzbildungen — man denke etwa an Chamäleons — auf bestimmte eigene Weise den Kampf ums Dasein meistern können, sind von da an die Überlebenden die an enge Daseinsbedingungen spezieller Angepaßten; andernfalls aber, und das ist der häufigere Fall, überleben besonders die, welche am allgemeinsten an den scharfen Kampf ums Dasein angepaßt sind, damit eine allgemeinere Sicherstellung erfahren, gewappnet werden für vielerlei Ereignisse auch von nicht vorher erlebter Art und damit im Kampf ums Dasein ein allgemeines Übergewicht über die Organismen des gleichen Lebensraumes erlangen.

Dieses „Übergewicht über die Organismen des gleichen Lebensraumes“ ist der springende Punkt und zugleich dasjenige, was weder DARWIN klar herausschälte, der von „Vervollkommnung“ sprach und diese von der Zweckmäßigkeit oder „Erlangung von Vorteilen“, was bei ihm auch die Spezialisationen mit umfaßt,

---

[1]) L. PLATE, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung, 4. Aufl., Leipzig und Berlin 1913, S. 38—40.

[2]) P. KAMMERER, Allgemeine Biologie, Stuttgart 1815, S. 322—328.

noch nicht scharf schied[1]), noch andere, die einen biologisch-ökologischen Inhalt der Vervollkommnung meist als gegeben ansahen, ohne ihn auf sein Wesen hin zu untersuchen, höchstens etwa erhöhte Leistungsfähigkeit als ein anderes und weniger zutreffendes Wort dafür einsetzten oder gar, wie NÄGELI, zur Erklärung der „Vervollkommnung" auf nichts anderes als auf ein „Vervollkommnungsprinzip" verfielen.

Auf der erwähnten Wirkung des Kampfes ums Dasein mag, um einige Beispiele zu nennen, es beruhen, daß die Plazentalier seit der Tertiärzeit die Aplazentalier offenkundig überwanden, oder daß im Erdmittelalter die Vögel über die Flugsaurier den Sieg davontrugen oder wenigstens in der Neuzeit sich viel artenreicher entwickeln konnten als einst diese, daß unter den Osteichthyes heute die ursprünglichsten Gruppen, die Dipnoer, die verschiedenen Ganoidengruppen und die Albulidae und Elopidae, sich in offenbarem Rückgang oder gar im Aussterben befinden, während kompliziertere Gruppen den Platz jener im Lebensraum eingenommen haben, auch wohl, daß eine so einfache Organisation wie die von Hydra sich in ihrem mutmaßlich ursprünglichen Wohngebiet, dem Litoral des Meeres, nicht halten konnte neben den dortigen zahlreichen, zu komplizierterer Organisationsstufe gelangten Verwandten, sondern nur im Süßwasser, einem schwer zu erobernden Gebiet, in das ihr die Konkurrenten nicht folgten, und wo sie ein Refugium fand. Ähnlich wie dieser Fall der wenigen Hydra-Arten an der Grenze des Lebensraums der Hydrozoen mag wiederum der zu beurteilen sein, daß unter den Baumgewächsen die Coniferen in wenigen Arten sich besonders in der gemäßigten Zone und zumal durchaus herrschend an der Grenze gegen den ewigen Schnee hielten, in von den Konkurrenten, den Laubgewächsen, weniger beanspruchten Gebieten, die gewiß nicht ihr ursprüngliches Wohngebiet darstellen, während im wärmeren Klima die jüngeren und an Gesamtorganisation komplizierteren Laubhölzer ihnen den Vorrang längst abgerungen haben.

Während nun Parasitismus und festsitzende Lebensweise bekanntlich hauptsächlich zur Vereinfachung der Organisation führt, Anpassung an spezielle Lebensbedingung aber, wie bei Tiefseefischen, bei Höhlentieren, bei Chamäleons und in zahlreichen ähnlichen Fällen, zu partieller Zunahme an Kompliziertheit oder zur

---

[1]) DARWIN, Entstehung der Arten, 4. Kap.

Spezialisation, muß dasjenige, was im Gestaltlichen der einen Organismengruppe ein Übergewicht über die andere verleiht, eine allseitige, allgemeine, zugleich innere wie äußere Zunahme an Kompliziertheit sein, denn sie ist in den oben dafür erwähnten Beispielen vorhanden.

Was insbesondere das Verhältnis der Beuteltiere zu den Placentaliern in bezug auf allgemeine Differenzierung betrifft, so fallen zwar die ersteren nicht so durch besondere Formenarmut oder Einfachheit der Gestalten gegenüber den letzteren auf wie in den übrigen Beispielen die Unterlegenen gegenüber denen, die das Übergewicht erlangten; doch sei darauf hingewiesen, daß die Beuteltiere sich im Bau der Augenlider und der MEIBOMschen Drüsen, nach V. EGGELING[1]) ausnehmend einfach verhalten, und am Auge selbst fand sich eine besonders einfache Akkommodationsmuskulatur[2]). Derartige, gewiß wesentliche Unterschiede an Differenzierung zwischen Beuteltieren und Plazentaliern würden sich gewiß noch mehr finden.

Auf der Bedeutung der Kompliziertheitszunahme wird es auch teilweise beruhen, daß, wie besonders nachdrücklich HAACKE betonte, die phylogenetischen Reihen oft mit kleineren Organismenformen anfangen und allmählich zu erheblicherer Körpergröße fortschreiten. Zweifellos ist ja dieser Fall häufiger als der entgegengesetzte, und es leuchtet unmittelbar ein, daß ein größerer Organismus in zahlreichen seiner Teile stärker kompliziert oder feiner differenziert sein kann als ein kleinerer, weil von einer gewissen Kleinheit eines Organs ab die physikalischen Eigenheiten der zelligen Gewebe stärker der morphologischen Ausgestaltung widerstreben müssen. So fand ich Beispiele für die stärkere Ausprägung offenbar zweckmäßiger Differenzierungen bei den größeren Vogelarten gegenüber den kleineren an den Sklerotikalknochen und an den Falten des Ciliarkörpers[3]).

Unter den oben erwähnten Organismengruppen liefern ferner die Beuteltiere zugleich ein deutliches Beispiel dafür, daß außer der Zunahme an allgemeiner Differenzierung auch eine Zunahme

---

[1]) V. EGGELING, Jenaische Zeitschrift, Bd. 39, N. F. Bd. 32, 1904.

[2]) FRANZ, Säugeraugen, Archiv für vergleichende Ophthalmologie, Bd. 2, Heft 2, 1911, S. 298.

[3]) FRANZ, Das Vogelauge, Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat., Bd. 28, Heft 1, 1909, S. 180, S. 205. Ob auch die reichere Differenzierung des Pecten bei den größeren Arten in gleichem Sinne zu deuten sein mag, mag noch dahinstehen.



an Zentralisation erfolgt ist; sie stehen zum Beispiel am Gehirn einfacher da als die Plazentalier, namentlich durch Fehlen des Großhirnbalkens. Anderweitige Argumente aus der vergleichenden Anatomie kommen hinzu, wie ihre Didelphie gegenüber der Monodelphie der Plazentalier und die noch peripher, im Marsupium, erfolgende Ernährung der Jungen. — Ein weiteres Beispiel für die Bedeutung höherer Zentralisation dürften die Vögel gegenüber den Flugsauriern schon mit vielen Teilen ihres Skeletts liefern, was besonders sinnfällig insofern ist, als an ihrer Vordergliedmaße die peripheren Teile gegenüber denen der Flugsaurier reduziert sind; das Skelett als Ganzes ist entschieden stärker zentralisiert. Ein weiteres Beispiel liefern die Baumgewächse vermöge der bei den Angiospermen viel stärker als bei den Gymnospermen „zentralisierten" Blüte. Wenn man ferner sich vergegenwärtigt, daß Zentralisation und allgemeine Differenzierung einander im allgemeinen durchaus parallel gehen, so kann man sich nicht der Vermutung erwehren, daß auch Zunahme an Zentralisation, und zwar oft vielleicht eine für uns kaum merkliche Zunahme der zentraleren Teile an Größe und Differenzierung, ein Moment sein wird, daß einer Organismengruppe das Übergewicht über eine andere verleihen kann, zumal die Zentralisierung der Organisation sich auch als Folge der zunehmenden Gesamtdifferenzierung erklären dürfte und zwar als eine Ersparnis an Leitungswegen und somit als Materialersparnis, die sie von bestimmten Differenzierungsgraden ab darstellt.

Die Zentralisation des Organismus kann auch als ein der Differenzierung entgegenwirkendes oder sie in gewissen Grenzen haltendes Prinzip betrachtet werden; in der Tat ist ja ihr Hinzukommen zur Differenzierung das, was diese Entwicklungsrichtung im allgemeinen unterscheidet gegenüber derjenigen, die bei stärkerer Betonung ihrer Eigenart zur Spezialisation führt. Sie bringt immer wieder eine Vereinheitlichung oder eine gewisse Vereinfachung in den komplizierter werdenden Organismus und vermag wahrscheinlich hierdurch der die Daseinsbedingungen einengenden Wirkung der bloßen, ihrem Wesen nach sehr leicht partiell, einseitig werdenden Differenzierung zum Teil schon vorzubeugen. Darin also erkennen wir, von ferne wenigstens, die ursächliche Erklärung dafür, daß Differenzierung und Zentralisation eine Erweiterung der Daseinsbedingungen oder eine Erhöhung des Übergewichts über die Mitorganismen im Kampf ums Dasein mit sich bringen kann.

Die vorstehenden Erörterungen sind natürlich nicht in allen Punkten von gleicher Schlüssigkeit, und ihr Ergebnis kann als ein „tatsächliches“ nur in dem Sinne bezeichnet werden, daß es ein empirisches sein will und frei ist von unnaturwissenschaftlichen Begriffen, während der Begriff der Vervollkommnung ein philosophischer, ein Wertbegriff ist.

In diesem Sinne des „Tatsächlichen“ wäre also aus dem Organismenreich die Tatsache abzulesen, daß Zunahme an Differenzierung und an Zentralisation die morphologischen Mittel der Erlangung eines Übergewichts über die Organismen des gleichen Lebensraums sind.

2. „Vervollkommnung“ ist ein statthafter Ausdruck ursprünglich ästhetischen Inhalts

„Differenzierung und Zentralisation“ sind nun bekanntlich nach Haeckel[1]) die Kennzeichen der Organisationshöhe oder des Vollkommenheitsgrades auf morphologischem Gebiete. Wir fragen uns nun daher: Dürfen wir diese morphologischen Mittel zur Erlangung eines Übergewichts im Kampf ums Dasein als Kennzeichen des Vollkommenheitsgrades, und dürfen wir im Ökologischen die Erlangung jenes Übergewichts als Vervollkommnung bezeichnen? Und in welchem Sinne dürfen wir es?

Wir dürften es nicht, und es wäre besser, bei der tatsächlichen Beschreibung zu verbleiben, wenn die Gefahr vorläge, daß der Begriff teleologisch verstanden würde. Denn was an Morphologischem und Ökologischem vorliegt, wollen wir weder als einen Zweck des Naturganzen hinstellen noch auch nur als den der einzelnen Organismen, denen wir, mögen es Tiere oder Pflanzen sein, nicht nachsagen wollen, daß sie ihre Lage im Kampf ums Dasein beurteilen könnten oder die Mittel zur Erlangung des Übergewichts bewußt beherrschten.

Auf ganz anderem Gebiete liegen die Gründe, die es nach wie vor nahelegen mögen und es bisher hauptsächlich veranlaßt haben, das, was vorliegt, als „Vervollkommnung“ zu bezeichnen. Es ist zunächst ein ästhetisches Urteil, wenn wir gleichmäßige Differenzierung und Zentralisierung einer Gestalt oder „harmonische“ Ausbildung der Teile und „wohlgefällige“ Abgestuftheit vom Innern nach außen als den Inbegriff gestaltlicher Vollkommen-

[1]) Generelle Morphologie, Bd. 1, S. 370 u. 550.

heit betrachten, wobei freilich dieses ästhetische Urteil teilweise getragen ist von einem praktischen Werturteil, von der Erfahrung der Dauerfähigkeit des Schönen, die sich ebensowohl an unbelebten Naturgebilden wie an Werken der Technik und schließlich an der Beständigkeit „abgeklärter" Formen im Organismenreich bewährt. Schließlich ist auch, wiederum aus ästhetischen sowie aus praktischen Wertgründen, im Menschenleben die „vollkommene" Ausbildung eines Menschen am ehesten und im allgemeinen Sinne die, welche Körper und Geist allseitig und gleichmäßig ergreift und damit zugleich ein allgemeines Übergewicht im menschlichen Kampf ums Dasein verleiht, was wiederum an das dem Vervollkommnungsbegriff im Biologisch-Ökologischen Zugrundeliegende anklingt.

Es ist aus alledem zu verstehen, daß der Begriff der Vervollkommnung im Organischen zuerst intuitiv fühlend erfaßt wurde und insbesondere für einen GOETHE außerhalb jeder Diskussion feststand, ferner daß eine so künstlerisch veranlagte Forschernatur wie HAECKEL ihn so scharf wie möglich zu analysieren versuchte, ohne des ästhetischen Einschlags gewahr zu werden.

Mit dem ästhetischen Werturteil hängt, wie gesagt, das praktische Werturteil an und für sich aufs engste zusammen. Es tritt, auf Organismen angewandt und damit wieder seiner praktischen Bedeutung zugunsten einer im Grunde ästhetischen enthoben, neben jenes, sobald eine Dauerfähigkeit oder Zweckmäßigkeit der differenzierteren und zentralisierteren Organisation gefühlt wird, und steht im Vordergrunde, sobald bei mehr biologisch-ökologisch-darwinistischer Betrachtung der Phylogenese die Zunahme an Dauerfähigkeit oder, wie wir es herausschälten, an Übergewicht im Kampf ums Dasein stärker betont wird als die Zunahme im Morphologischen.

Von der Gewißheit aus, daß die Zunahme an beidem zusammenfällt und durcheinander bedingt ist, tritt das Erfordernis eines gemeinsamen Ausdrucks für beides an uns heran, um eine bestehende Gesetzmäßigkeit in der Phylogenese kurz zu bezeichnen.

Wenn wir nun hierfür den Ausdruck Vervollkommnung beibehalten, trotz seines zunächst wertenden, unnaturwissenschaftlichen Einschlags, so tun wir es nicht nur, weil er im Morphologischen sich als Metapher aufgedrängt hat und im Biologischen nahezu dasselbe bezeichnet wie im Menschenleben, sondern das

Recht dazu gegenüber etwaigem Einspruch der Philosophie entnehmen wir aus dem alten, zum Gewohnheitsrecht gewordenen Brauch, die Dauerfähigkeit im Organischen in gleichfalls eigentlich unnaturwissenschaftlicher Weise als „Zweckmäßigkeit“ zu bezeichnen.

Denn schon der Begriff Zweckmäßigkeit, auf Organismen angewendet, enthält einen ästhetischen Einschlag. Was ist's denn, was uns immer wieder veranlaßt, von der Zweckmäßigkeit der Organismen zu sprechen, obwohl wir nichts Teleologisches und nichts Psychologisches damit meinen und uns längst darüber einig sind, was besonders nachdrücklich OSTWALD betonte, daß nur die Dauerfähigkeit gemeint ist? Weshalb wurde immer wieder über das „Wesen“ des Zweckmäßigen nachgedacht und es nicht ergründet? Weil man es im Naturwissenschaftlichen sucht statt im Ästhetischen. Die Ansicht, die Zweckmäßigkeit der Organismen bestehe vom Standpunkt der Organismen aus, hält ja keineswegs stand, man würde ja damit die Absicht, zu leben und sich durch Generationen zu erhalten, nicht nur dem Tier, sondern sogar der Pflanze zuschreiben. Während aber vom rein naturwissenschaftlichen Standpunkt aus die Erhaltung eines Organismus oder einer Organismenart nichts Besseres als ihr Zerfall in Atome ist und ihr Untergang kein Schade wäre, erscheint *uns* ihre Erhaltung das „Bessere“, das unseren Gefühlen weniger Zuwiderlaufende; *so* gilt es uns Menschen, die wir je nach den Bestandteilen unseres Werturteils und dem Grade der Bewußtheit derselben in einem Organismus ein entferntes Ebenbild unserer selbst oder eine unsere Sinne anziehende Gestalt, eine Einheit, ein „Individuum“ erblicken, dem *wir* den *Vorzug* geben gegenüber dem Anorganischen, ganz besonders, wenn wir Organismenforscher sind und als solche die Kompliziertheit der Gestalt und des in sie zusammengefaßten Lebensprozesses zu würdigen wissen.

Hiermit dürfte das Problem der Zweckmäßigkeit insoweit, als es noch zur Frage nach dem *Wesen* der Zweckmäßigkeit anregen und den Verdacht auf Teleologisches erwecken konnte, sich lösen. „Zweckmäßigkeit“ ist ein Ausdruck ästhetischen Einschlags für die Dauerfähigkeit der Organismen. Veranlaßt werden wir zu dieser Metapher wesentlich durch etwas rein Naturwissenschaftliches, die Kompliziertheit der Organismen bei ihrer individualisierten In-sich-Abgeschlossenheit.

Der Sprachgebrauch der Organismenkunde ist also schon in diesem Punkte, und gewiß noch in manchem anderen, nicht frei von einer Metapher aus dem Gebiet des Ästhetischen, und es wäre verlorene Mühe, ihn davon reinigen zu wollen[1]). Daher ist eine ähnliche Metapher auch noch in einem weiteren Falle gestattet, im Falle der „Vervollkommnung".

Käme nur die ökologisch-biologische Seite des hierunter in der Organismenkunde zu verstehenden Begriffs in Betracht, so würde sich der Ausdruck Vervollkommnung allerdings vielleicht erübrigen; „Erlangung des Übergewichts im Kampf ums Dasein" würde dafür genügen.

Im morphologischen Gebiete glaube ich indessen je länger je weniger ohne den Ausdruck Vervollkommnung auszukommen. Denn weder die Art von gestaltlicher Veränderung, die als roter Faden durch die stammesgeschichtlichen, namentlich paläontologischen Reihen hindurchzieht, mögen wir zum Beispiel Anthozoen, Mollusken oder Crustaceen oder Pflanzen ins Auge fassen, noch die harmonische Ausbildung von Organismenformen gegenüber verwandten spezialisierten, die für ihre Lebensbedingungen nicht minder zweckmäßig sind, ließe sich nicht durch „Zunahme an Differenzierung", was auch einseitige Spezialisation umfassen würde, sondern nur durch „Zunahme an Differenzierung und Zentralisation", eindeutig und allgemeingültig bezeichnen. Ein kurzes, bestimmtes Wort ist hier am Platze, und dafür ist Vervollkommnung aus den besagten Gründen das beste, obwohl eine Metapher.

Es stehen sich ja „Vervollkommnung" und Spezialisation gegenüber, obwohl beides meist mit Differenzierung zusammenfällt,

---

[1]) Zum Beispiel legte L. PLATE in „Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung", 4. Aufl., Leipzig und Berlin 1913, S. 38—39, für den Begriff der Anpassung dar, „daß wir mit dem Worte Anpassung ein Werturteil verbinden. Der lebende Zustand erscheint uns höher, wertvoller als der tote, während es für anorganische Körper gleichgültig ist, in welcher Weise die chemischen und physikalischen Kräfte auf sie einwirken, ob der ursprüngliche Gleichgewichtszustand erhalten bleibt oder in einen andern übergeht, oder ob Atome zu dieser oder jener Verbindung zusammentreten. Der Begriff des Vorteils oder Nutzens läßt sich auf die lebende Materie nicht übertragen, weil kein Zustand höher bewertet werden kann als ein anderer". — Es ist mit diesen Worten zwar nicht der ästhetische Einschlag des Werturteils betont. Und in der Tat steht gerade bei dem Worte „Anpassung" das praktische Werturteil mehr im Vordergrunde als das ästhetische. Beide hängen aber, wie gesagt, aufs engste miteinander zusammen, und mir scheint, die Reihe der Ausdrücke ästhetischen Einschlags in der Organismenkunde beginnt bereits mit dem Worte „Gestalt".

mit Ausnahme derjenigen Fälle, in welchen die Spezialisation der Hauptsache nach in Rückdifferenzierung besteht, wie beim Parasitismus.

Selbstredend haftet dem Begriff Vervollkommnung oft etwas Relatives an, z. B.: die Mormyriden sind gegenüber anderen Teleostiern spezialisierte Tiere; gleichwohl kann eine Gattung unter ihnen die vollkommenste Mormyridenorganisation erreicht haben; das könnte die Gattung Mormyrus sein, mit größtem Cerebellum und ebenmäßigster Ausbildung der abnormen Schnauzenform[1]).

Die Notwendigkeit des hier behandelten Vervollkommnungsbegriffs, die ich einst bestritten habe, machte ich mir vor etwa anderthalb Jahren in erzwungener Geistesmuße klar. Es ist wohl kein Unglück, wenn ein Forscher zu einer von ihm einst aufgestellten Antithese selber die Synthese findet. Die Bedeutung der allgemeinen Organisation der Mormyriden lernte ich von dem Gesichtspunkte aus verstehen, daß hochgradige Spezialisationen diesen Teleostiern den erfolgreichen Wettbewerb im Kampf ums Dasein mit im allgemeinen höher differenzierten oder vervollkommneten Teleostiern ermöglichen. Wenn ich oben sagte, ich komme ohne den Begriff Vervollkommnung zumal auf morphologischem Gebiete nicht aus, so gilt das besonders für die phylogenetischen Vorlesungen, denen ich seit Mai 1919 obliege, und in denen ich mich genötigt sehe, bei Darstellung phylogenetischer Reihen mich des Ausdrucks Vervollkommnung für die Fälle der phylogenetischen Zunahme an „harmonischer“ Ausgestaltung zu bedienen. Erforderlich ist dabei jedoch die scharfe Fassung des Begriffsinhalts, und diese stellt zugleich einen Fortschritt in der Erkenntnis des phylogenetischen Geschehens dar: Unter Vervollkommnung verstehen wir die Erlangung des Übergewichts über Mitorganismen im Kampf ums Dasein, die erreicht wird durch gleichzeitige Zunahme an Differenzierung und an Zentralisation.

Es wurden im Verlauf der vorstehenden Erörterungen verschiedentlich Beispiele angeführt, in welchen man die phylogenetische Entwicklung in diesem Sinne als Vervollkommnung bezeichnen kann. Was nun die großen Hauptstufen des Metazoen- und Metaphytenreiches betrifft, dort die Cölenteraten, die echordaten Cölenterien und die Chordaten, hier etwa die Thallophyten, Gefäßkryptogamen, Gymnospermen und Angiospermen, so

[1]) Es sind allerdings noch lange nicht alle Mormyridengattungen so weit organologisch untersucht worden wie einige.



läßt sich für sie zwar nicht überall mit der gleichen Schlüssigkeit wie z. B. für das Verhältnis zwischen Plazentaliern und Aplazentaliern darlegen, daß die Entwickelung das mit sich brachte und in sich schloß, was wir Vervollkommnung nennen wollen. Immerhin, scheint mir, ließe sich dies zunächst für das Metaphytenreich teilweise nach dem biologischen Gesichtspunkt durchführen, da, was Baumgewächse betrifft, Gefäßkryptogamen, Gymnospermen und Angiospermen einander in der Erdgeschichte mehr oder weniger abgelöst oder im Kampf ums Dasein verdrängt haben dürften; und eine damit parallel gehende, fortschreitende, harmonische Gliederung des Pflanzenkörpers bis zur Ausbildung und immer weiter gehenden „Differenzierung und Zentralisation" der Blüte, schließlich des Blütenstandes, ist bei den Phanerogamen gleichfalls nicht zu leugnen. Im Metazoenreich hingegen scheint der biologische Gesichtspunkt einstweilen zu versagen, denn man könnte wohl kaum behaupten, daß die echordaten Cölenterier die Cölenteraten wesentlich verdrängt hätten oder von den Chordaten wesentlich verdrängt worden wären. Es drängt sich hier ferner auch wieder die bemerkenswerte durchschnittliche Abnahme an ungeschlechtlicher Fortpflanzung und an Regenerationsvermögen von Stufe zu Stufe ins Gedächtnis, die freilich auch in dem Sinne verwertet werden könnte, daß sonstige Vervollkommnung diese Fähigkeiten nach und nach entbehrlicher machte. Um so deutlicher dürfte bei den Metazoenstufen der morphologische Gesichtspunkt, namentlich derjenige der Zentralisation sprechen, da mit der Mesoderm- und später mit der Chorda- und Neurodermbildung sich immer mehr wesentliche Bestandteile des Körpers ins Innere verlagerten. Auch mag der morphologisch-ästhetische Eindruck einer zunehmenden harmonischen Ausgestaltung nicht ganz trügen, obwohl das viel schwerer zu beurteilen ist.

Im ganzen dürften also auch die großen Hauptstufen des Organismenreiches Stufen der „Vervollkommnung" sein und damit nicht bloß aufeinanderfolgen wie Zahlen oder wie Zustände irgendwelcher Art, sondern nach dem durch den Inhalt des Vervollkommnungsbegriff bezeichneten, wenn auch nicht überall in genau derselben Weise bestätigten oder für uns erkennbaren Entwickelungsgesetz.

Zum Schluß sei es gestattet, einige Erwägungen darüber zu äußern, wie sich das Vervollkommnungsgeschehen zur Artbildung durch Variation verhalte.

Da ist nämlich bemerkenswert, daß die experimentelle Biologie nichts davon weiß, daß die Organismenarten wesentlich in Richtung auf Zentralisation hin variierten.

Ferner muß die Differenzierung, als ein Geschehen von viel mehr Möglichkeiten als die Zentralisation, von vornherein als das Wahrscheinlichere erscheinen. Und dennoch tritt in der Phylogenese viel häufiger Differung mit Zentralisation ein.

Das muß auf dem für die meisten Fälle für die Dauer schließlich höheren Selektionswert der mit Zentralisation vereinten Differenzierung gegenüber der bloßen Differenzierung beruhen. Vielleicht ist hier auch ein Hinweis auf das menschliche Leben am Platze. Ich dächte, auch im Menschenleben besteht nicht nur jeder Fortschritt der Kultur auf Differenzierung und Zentralisation oder, wie es einmal Sigurd Ibsen namentlich im Hinblick auf die technischen Fortschritte ausdrückte, auf „exakten Methoden und planmäßigem Zusammenarbeiten", was wiederum dasselbe ist, sondern es dürfte auch dem einzelnen Menschenleben durchschnittlich um so mehr Übergewicht im Kampf ums Dasein und Möglichkeit, Anlagen zu vererben, verliehen sein, je mehr es seinen Mittelpunkt in allgemeiner Geistesausbildung findet. Hierin scheint mir dasjenige zu liegen, was die Heranzüchtung des heutigen menschlichen Geistes oder, anatomisch gesprochen, des menschlichen Gehirns durch Selektion bewirkt hat, obschon die Einzelindividuen der Mehrzahl nach sich vielmehr durch Differenzierung oder Spezialisierung in ihrem Kampf ums Dasein erhalten.

Ähnlich, meine ich also, dürfte es sich bei den Organismen verhalten: die individuelle Variation wird viel mehr die Differenzierung als die Zentralisation betonen; hauptsächlich die Zentralisation aber wird durch Selektion fortgezüchtet.

Rückblick

Am Ende unseres Weges noch einmal Rückschau zu halten, empfiehlt sich diesmal um so mehr, als der Inhalt des letzten Kapitels sich vom Hauptgegenstand der Abhandlung etwas entfernte.

Ich suchte ein möglichst dem gegenwärtigen Stande der Forschung entsprechendes Bild von der Probiologie zu gewinnen, von der Vorgeschichte des Organismenlebens und zwar von der Urzeugung ab bis zur Erreichung der integrierenden Eigenschaften aller heutigen Organismen, das heißt derjenigen Eigenschaften,

welche entweder allen heutigen Organismen gemeinsam sind oder doch den meisten von ihnen zukommen.

Dabei fand ich Anlaß, die Hypothese zu wagen, daß die gemeinsame Ausgangsform aller heutigen Organismen nicht, wie bisher angenommen wird, einzellig, sondern vielzellig gewesen sei, da diese Annahme auf physikalische Schwierigkeiten nicht stößt und sie vielmehr vieles erklärt.

Die Entstehung des vielzelligen Zustandes aus dem nichtzelligen ist auf mancherlei Weise denkbar, insbesondere könnten „Kerne" in einer zuvor homogenen Plasmamasse entweder rein physikalisch durch einen Kondensationsvorgang aufgetreten sein oder aber durch einen biologischen Vorgang, und zwar durch Einwanderung einer kleinen Organismenart in eine größere. S. 1—8.

Nehmen wir weiterhin an, daß die so entstandenen Kerne um sich herum Plasmamassen zu Zellen abgrenzten, während die Kerne selber den Chromosomenbesitz und die Befähigung zur Mitose erlangten, und daß diese nunmehr vielzellige Organismenart durch ihre Befähigung zur geschlechtlichen Fortpflanzung und die damit verbundene große Überproduktion von Nachkommen alle anderen Organismenarten, die sich nur auf ungeschlechtliche Weise fortpflanzten, im Kampf ums Dasein unterdrückte, so kann sie zur alleinigen Stammform aller uns heute bekannten Organismenarten geworden sein.

Diese Hypothese würde die Übereinstimmungen erklären, welche im Zellkernbau und im Mitosevorgang bei allen Metazoen und Metaphyten vorliegen.

Die geschlechtliche Fortpflanzung entstand vermutlich durch ursprünglich abnorme Zellteilungen, bei denen die Teilung der einzelnen Chromosomen gehemmt war, weshalb Reduktionsteilung eintrat und erst bei einer zweiten rasch folgenden Zellteilung die Chromosomenteilung sich vollendete. Solche Zellen, wenn an der Körperoberfläche gelegen, konnten ausgestoßen werden und durch Paarung im umgebenden Medium sich die Fähigkeit bewahren, weiterzuleben und sich wieder zum vollständigen Organismus heranzuregenerieren. Daher liegen bei den ursprünglichsten heutigen Organismen die Keimdrüsen an der Körperoberfläche.

Erwarb die gemeinsame vielzellige Stammform aller heutigen Organismen ferner bereits den sexuellen Dimorphismus der Keimzellen, also plasmareiche Eier und begeißelte Spermien, so erreichte sie in den bisher erwähnten Punkten die den niedersten Metazoen und gewissen niederen Metaphyten gemeinsamen Eigenschaften, in

welchen besonders die Algengattung *Fucus* in bemerkenswertester Weise mit den Metazoen übereinstimmt. S. 8—13.

Ungefähr von *Fucus* aus lassen sich nicht nur die übrigen Metaphyten, sondern, selbstredend unter Annahme vieler Zwischenstufen, auch die Protozoen oder einzelligen Tiere phylogenetisch ableiten. S. 13—17.

Während in allgemein-physiologischer, allgemein-zytologischer und entwickelungsmechanischer Hinsicht alle Organismen ungefähr gleichweit vom Ausgangspunkte des Lebens entfernt erscheinen und dies sich aus ihrer einheitlichen Abstammung von der gedachten Stammform erklärt, sind deutliche Abstufungen wesentlich in morphologischer Hinsicht erkennbar: ein Organismus ist um so weiter von der gemeinsamen Stammform entfernt und damit um so höher organisiert, je tiefer seine Keimdrüsen ins Innere verlagert sind, ferner je komplizierter seine Gestalt und sein Aufbau, endlich je mehr die ungeschlechtliche Fortpflanzung und das Regenerationsvermögen zurückgetreten sind gegenüber der Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung. S. 17—21.

Da im Pflanzenreich mit Nach-vorn-Verschiebung der Reduktionsteilung und Auftreten der diploiden Sporophytengeneration die Gestaltungspotenzen sich kräftig betätigen konnten, tritt hier im Verhältnis zu der der Zunahme an Kompliziertheit eine Abnahme der ungeschlechtlichen Fortpflanzung und des Regenerationsvermögens nicht so deutlich zutage wie im Metazoenreich. So dürfte sich auch der verschiedene Aufbau des Tier- und Pflanzenreiches ursächlich erklären. S. 21—25.

Dieses sind die Hauptpunkte meiner hypothetischen Betrachtungen, die, wie mir scheint, manche bisher zusammenhangslos und unerklärt dastehende Tatsache miteinander verbinden.

Kapitel V indessen behandelt die Frage, inwieweit die Organisationsstufen mit einem dem Ästhetischen entstammenden Ausdruck „Vervollkommnungsgrade“ genannt werden dürfen, und findet als Inhalt des biologischen Vervollkommnungsbegriffes auf morphologischem Gebiete Zunahme an Differenzierung und Zentralisation, auf ökologischem Gebiete die damit zusammenfallende Erlangung und Zunahme des Übergewichts über die Organismen des gleichen Lebensraums im Kampf ums Dasein. S. 25—34.

Abhandlungen zur theoretischen Biologie

herausgegeben von

Dr. Julius Schaxel

Professor an der Universität Jena

Heft 7

Die Grundfiktionen der Biologie

von

Julius Schultz

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1920



Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin

Inhalt

1. Apriori und Fiktion

Kann einer Wissenschaft Fiktion zugrunde liegen? Erdichtung also einem. Erkennen?

HANS VAIHINGER behauptet in seinem berühmten Buche, das unsere Untersuchung angeregt hat, noch mehr: sogar das Apriori aller menschlichen Erfahrung soll aus Fiktionen bestehen; und der moderne Positivismus ist der gleichen Meinung: „Konventionen" nennt z. B. HENRI POINCARÉ die Axiome der Mathematik.

Aber wie denn? Dieser bedarf ich ja, um irgend eine Wahrnehmung genau zu lokalisieren, um irgend eine physikalische Tatsache richtig zu beschreiben. Ohne den Ding- und Regelsatz kann ich nicht das schlichteste Urteil fällen, ohne die Kategorien der Substanz und der Kausalität nicht den einfachsten Vorgang verstehen. Und mit dem Vergleichen, Unterscheiden, Identifizieren gar hebt alles bewußte Empfinden erst an. Das Apriori ist mit anderen Worten unser unumgängliches Instrument, damit Wahrheit entspringe: und jede Fiktion knüpft irgendwie an Wahrheiten an. Folglich sind die apriorischen Grundsätze selber weder Fiktionen noch Wahrheiten. Aber was sollen sie denn sein? Die Antwort liegt eben dem Biologen nahe. Sind sie wirklich Mittel, Erfahrung zu schaffen, und ist Erfahrung letztlich eine Lebensäußerung, so müssen sie den Instinkten der Tierwelt an die Seite gesetzt werden. Gewöhnungen des Denkens sind sie — und damit Gewöhnungen zu seelischer Reaktion auf Eindrücke und Vorstellungen. Ein Satz aber der Sprache, der eine Reaktion decken soll, kann keine Aussage enthalten, sondern nur — eine Aufforderung. Postulate sind also die apriorischen Axiome; sie weisen uns an, einmal Gesetztes festzuhalten, für Veränderungen Ursachen zu suchen, für parallele Linien nirgends einen Schnittpunkt zu erwarten usw. Nun hat der Begriff der Wahrheit und auch der der Fiktion Sinn nur für Aussagen; und paßt demnach auf die Forderungen des Apriori nicht.

„Konventionell“ können immerhin auch Forderungen sein. Die apriorischen wären es, wenn es uns freistände, ob wir sie befolgen wollen oder nicht; wo dagegen die Organisation unsres Intellektes uns bestimmte Verfahrungsweisen aufnötigt, da handelt sichs um keine „Übereinkünfte“. Wir müssen also jetzt zusehen, ob die Bedingungen jeder Erkenntnis (das „Geltungsapriori“, wie HEINRICH LEVY in einer scharfsinnigen Studie sagt) mit den Bedingungen für die psychische Möglichkeit des Erkennens (dem „Bewußtseinsapriori“) zusammenfallen. Und das finden wir in der Tat so. Anschaubar bleibt uns allein der euklidische Raum; erdichten wir (was uns logisch gestattet wird) einen jener „gekrümmten“ Räume und versuchen wir dann, eine Welt in so neuartiger Anordnung uns bildhaft zu machen: alsbald erblicken wir im unveränderten „ebenen“ Raume eine entsprechend verzerrte Welt. „Gerade“ wird da Name für eine Gruppe von Kurven, das Licht läuft im Bogen, die Bewegung selber ändert Gestalten, wird also zur wirksamen Kraft. Ebensowenig gelänge der Versuch, bei Erneuerung gleicher Umstände Ungleiches zu erwarten; kein Kind, das einmal Zucker geleckt, kann sich denken, daß die kristallweißen Klumpen künftig bitter schmecken werden; so wenig wie ein Physiker sich zu wundern unterlassen kann, wenn ihm heute ein Experiment mißglückt, das gestern gelang. Nein, die Urpostulate des Denkens sind nicht willkürlich abgeredet: sie wurzeln in unserer Menschennatur und vergehen erst mit unserer Menschenart; Konventionen dürfen wir sie nicht heißen.

Und dennoch können sie Konventionen oder (sofern wir die Gebote als erfüllt denken und dann in Aussagen umformen) Fiktionen aus sich entlassen. Und zwar geht das so zu. Das Apriori als instinktive Gewöhnung unsrer Seele ist auf die roheste Erfahrung des Alltags zugeschnitten und tut hier seinen Dienst. Die Wissenschaft aber bedarf feinerer Werkzeuge; sie spitzt also die ursprünglichen Forderungen so zu, daß diese bei der Anwendung in Antinomien splittern. Und das Entweder-Oder wird dann zur doppelten Grundfiktion für einen Zweig der Erkenntnis. Ich leite z. B. aus dem Identitätssatze die Regel ab, alle arithmetischen Operationen folgerichtig durchzuführen; verabsolutiere die — und ziehe nun die Wurzel sogar aus negativen Größen, wo dem Ergebnis doch kein Sinn mehr entspricht. Die imaginäre Zahl also ist eine Fiktion — aber freilich eine grundlegende: denn ein Zweig der neuen Zahlenlehre wäre ohne sie unmöglich. Oder

ein anderer Fall: der Grundsatz, für jede Veränderung eine Ursache zu suchen, sieht sich in der Mechanik vor die Alternative gestellt, ob ihm Bewegungen oder Beschleunigungen als Veränderungen gelten sollen. Die Alten wählten den ersten Weg, indem sie die Erhaltung der Bewegung durch die seltsame Fiktion vom Wirbeldruck (*ἀντιπερίστασις* des ARISTOTELES) des mitgerissenen Mediums erklärten; GALILEI setzte da das Beharrungsgesetz ein, das „Fiktion" zu nennen wir nur deshalb Bedenken tragen, weil es so unvergleichbar viel besser den Erscheinungen sich anpaßt als das griechische Gegenprinzip.

2. Fiktion und Hypothese

Wo aber ziehen wir nun die Grenzlinie zwischen grundlegenden Fiktionen und Hypothesen? Ersonnene Aussagen sind ja beide Formen des Urteils.

Wir trennen mit VAIHINGER so. Hypothesen streben danach, aus dem Felde der Möglichkeiten über das der Wahrscheinlichkeiten hinweg in das der Tatsächlichkeiten hineinzuwachsen. Sie wollen m. a. W. verifiziert werden. Fiktionen dagegen haben mit dem Begriffspaar „Wahr-Unwahr" überhaupt nichts zu schaffen: sie wollen nur nach dem Gesichtspunkte der Brauchbarkeit für die Forschung beurteilt sein. Indessen: gibt es nicht auch Hypothesen genug, deren Bestätigung oder Widerlegung nie gelingen kann? „Die sogenannten Vulkane des Mondes sind Trichter meteorischer Projektile": eine echte Hypothese; man kann sie durch Betrachtung ihrer Lage und Figur mehr oder minder glaubhaft machen. Eine Aussage aber über die uns abgewendete Mondseite wäre gedanklich von gleicher Beschaffenheit wie sie, ebenfalls eine Hypothese mithin, wiewohl grundlos und niemals zu bewahrheiten. Wodurch bringen wir sie trotzdem in ein Verhältnis zum Wahrheitsbegriff?

Mittels einer erkenntnistheoretischen Fiktion. Wir fingieren einen menschlichen Beschauer, der den Mond umfliegen könnte; solch ein „idealer" Forscher würde dann auch Hypothesen, die für uns grundlos bleiben, beweisen oder widerlegen. Fiktionen dagegen würden, da sie überhaupt mit der Wahrheit nichts zu schaffen haben, selbst für ihn jenseits aller Prüfung liegen bleiben.

Aber wie sind Aussagen erdenklich, die weder wahr noch unwahr heißen dürfen? Um das einzusehen, müssen wir uns klar

werden, daß das Reich des Geltens gleichsam in Schichten zerfällt. Innerhalb der Sinnenwelt des Alltags gibt es wahre und falsche Urteile; innerhalb der Welt der reinen Mechanistik ebenso, ebenso innerhalb der Welt der Elektronik, ebenso innerhalb der Welt der Energetik; daher können vier grundverschiedene wahre oder falsche Sätze auf einen phänomenalen Tatbestand sich beziehen. Wenn ich sage: „eben pflanzt sich eine Erregungswelle innerhalb eines algästhetischen Nerven zum Zentrum fort“ — oder: „eben verschmilzt eine Schmerzempfindung mit dem Vorstellungsbilde eines hohlen Zahnes“ — oder: „eben hab ich Zahnweh“ —, so meinen alle drei Behauptungen ganz das gleiche, wie mannigfaltig sie klingen. „Schichten des Geltens“ also will ich solche einander entsprechende, aber niemals sich schneidende logische Welten nennen — oder, vielleicht noch treffender, „Urteilsflächen“. Und nun ist der Unterschied in der Struktur von Fiktion und Hypothese dieser. Jede Hypothese ergänzt lückenfüllend die Wahrheit innerhalb einer und derselben Urteilsschicht; die Fiktionen dagegen projizieren Erkenntnisse in eine neue Fläche. Sie wollen oft wie die Hypothesen Erkenntnisse zusammenfassen und allgemeine Sätze an Stelle partikulärer schieben; die Hypothese aber verfährt dabei induzierend; teilweise Bekanntes also denkt sie als vollständig bekannt; die Fiktion dagegen arbeitet versinnbildend; sie ordnet den unvollständigen Tatsachenreihen erdichtete vollständige Reihen zu, also daß jedem Faktum ein Fiktum, jeder faktischen eine fiktive Beziehung genau entspricht; und, wenigstens in den Wirklichkeitswissenschaften, auch umgekehrt: jedem Element der fiktiven Reihe ein vorhandenes oder zu suchendes der ursprünglichen, jeder Beziehung in jener eine vorhandene oder zu suchende in dieser. Oft eine zu suchende. Denn vorläufige Zusammenfassungen solcher Art dienen zugleich heuristischen Zwecken; aber wiederum wechselt die Methode, je nachdem Fiktion oder Hypothese im Spiele ist. In diesem Falle wird der Beobachter und Experimentator angewiesen, nur einfach nachzuschauen, ob die ergänzende Vermutung sich bestätigt; in jenem muß zuerst eine Theorie ausgearbeitet werden, die eine Rückübersetzung des Fiktums in die Schicht, wo beobachtet und experimentiert werden kann, gestattet. Wenn wir ferner von erklärenden Hypothesen und erklärenden Fiktionen sprechen, meinen wir mit dem Worte „erklären“ zweierlei. Eine Hypothese kann genetisch oder psychologisch erklären, indem sie das Werden des Bestehenden und die Motivation der Ereignisse

vermutet. Eine Fiktion dagegen „erklärt“, indem sie ein an und für sich dunkles Geschehen rationalisiert und so dem Intellekt einleuchtend macht. Ich bin traurig und weiß nicht warum. Vielleicht ein Traum der Nacht? Eine erklärende Hypothese. Ich bin traurig, aber wie soll ich den wirren Affekt mir analysierend deuten? Als ein Beieinander von Erinnerungsbildern und Organempfindungen einerseits, anderseits einer Muskeln und Arterien zusammenziehenden Motorik? Eine erklärende Fiktion.

Es verhalten sich demnach Hypothesen zu wissenschaftlichen Wahrheiten wie Interpolationen zu verstümmelten Texten; Fiktionen dagegen wie Übersetzungen zum Urtext. Selbstverständlich also, daß man sie nur auf ihre Brauchbarkeit, nicht auf ihre sachliche Richtigkeit zu prüfen hat. Einige Beispiele mögen es noch verdeutlichen. In der Arithmetik ist eine berühmte Hypothese der Satz FERMATS; er entbehrt noch des strengen Beweises, erhofft ihn aber für die Zukunft. Die imaginäre Zahl dagegen ist eine Fiktion; neben die Welt der Zahlen nämlich, denen faßliche Bedeutungen zukommen, schiebt sich eine fingierte, wo man, auch im Widerspruche zur Logik sogar, alle Operationen folgerichtig durchgeführt denkt, gleichgültig, ob den Resultaten noch irgend ein Sinn entspricht; man tut so, „als ob“ es eine Wurzel aus negativen Größen geben könnte. In diesem Idealreiche entspricht dann jedem Satz der natürlichen Arithmetik einer der künstlichen, „höheren“; nur dehnt sich das fingierte Reich weiter als das ursprüngliche, so daß die einzelnen wahren Urteile als Sonderfälle der allgemeineren Fiktion sich betrachten lassen; es wird damit eine elegantere Zusammenfassung alter und ein vorzügliches Instrument zur Auffindung neuer Wahrheiten gewonnen. Daß aber die Aussage: $\sqrt{-1} = i$ wahr oder unwahr wäre, würde eine sinnlose Aussage sein. — So ist in der Phoronomie das n-Körper-Problem ungelöst und bleibt vielleicht immer unlösbar; dennoch muß es für jede Zahl zusammenwirkender Punkte eine und nur eine einzige richtige Lösung — in einem „idealen“ Geiste — geben; vermutungsweise aufgestellte Formeln also über die Bewegungen von 3, 4 oder mehr Punkten würden sich ergänzend neben die phoronomischen Gewißheiten stellen und Hypothesen heißen dürfen. Annahmen dagegen über den letzten Grund der gegenseitigen Beeinflussung von Massen, Behauptungen also über Fernwirkung kraftbegabter oder Stoß undurchdringlicher Materie, versetzen uns aus der Region anschaulicher Verschiebungen durch den Raum in

eine andere Gedankenschicht: jede phoronomische Tatsache kann auf beide Grundthesen gleich leicht bezogen werden; somit kann keine mögliche Erfahrung eine der beiden erschüttern oder verstärken; welche bequemer zu denken ist, darauf allein kommt es an; und demnach sind beide Prinzipien Fiktionen. — Die chemische Atomenlehre ist eine Hypothese; denn wer Dalton und Avogadro folgt, meint im Ernste, daß die Zerkrümelung derselben sinnlich wahrnehmbaren Körper, von denen die Chemie handelt, zu allerletzt auf die Atome als kleinste oder zweitkleinste „Wirklichkeitsklötzchen“ führen müßte. Wer dagegen diese Atome etwa mit William Thomson als Wirbelringe im Äther oder mit den Neuesten als Konglomerate von Ladungen deutet, der fingiert; denn er ordnet die chemischen Erfahrungen erdichteten Vorgängen in einem aller Erfahrung entrückten Reiche zu. Dasselbe tut der Verkündiger des „philosophischen Atoms“; denn die Wissenschaft kann nie darüber entscheiden, ob die Urpartikelchen der Körper, zu denen Chemie und Physik vorzudringen behaupten, ausgedehnt oder bloße Kraftpunkte sind. — Der Geschichtsschreiber, der über prähistorische Zeiten unerweisliche Vermutungen anstellt, verlängert die Serie der erforschbaren Ereignisse nach rückwärts und baut also Hypothesen. Derjenige dagegen, der Umwälzungen durch den Begriff eines sich wandelnden Volksgeistes erläutern möchte, bezieht die historischen Tatsachen auf ein tatsachenfremdes Gebiet und formt damit eine Fiktion.

3. Die „Schichten“ der Wahrheiten

Unter mehreren einander entsprechenden Urteilsflächen muß eine immer die originale sein; es ist diejenige, innerhalb deren Sätze durch Sinneswahrnehmung, durch Selbstbeobachtung und Einfühlung in andere, durch logisch korrekte Anwendung des allgemein menschlichen Apriori unmittelbar geprüft und verifiziert werden können. Indem wir nun die Daten dieser ersten Urteilsschicht symbolisierend mit denen einer zweiten verknüpfen, fingieren wir; und da wir durch das konventionelle Gesetz solcher Verknüpfung diese neue ideale Urteilsschicht allererst schaffen, muß sie selber als Gesamtheit eine Fiktion heißen; und zwar eine Grundfiktion im Gegensatze zu den einzelnen Versinnbildungen.

Hier wird nun abermals deutlich, daß wir das unsren Intellekt beherrschende Apriori selber unmöglich fiktiv nennen können.

Denn aus apriorischen Erkenntnissen besteht ja unsere Logik und Mathematik; wo sollte nun, falls diese Wissenschaften ganz in sekundären Geltungsflächen spielten, die zugehörige originale Fläche liegen? Vielmehr bleibt das Gefüge des logischen, arithmetischen, geometrischen Wissens fiktionslos, solange wir uns darauf beschränken, aus den in Aussagen umgeformten Urpostulaten notwendige Folgerungen abzuleiten. Sobald jedoch willkürliche Festsetzung aus dem euklidischen Raume, der natürlichen Zahl, der konsequenten Entfaltung axiomatischer Forderungen in Regionen hinwegführt, wo der Parallelensatz nicht mehr gelten, die Höchstzahl der Dimensionen nicht mehr drei betragen, die Radizierung auch negativer Größen erlaubt sein oder wo Rechnung allgemein logische Deduktion ersetzen soll: da entstehen die fiktiven Schichten der Metageometrie, der imaginären Arithmetik, des Algorithmus. Nun aber die letzte Klärung! Gibt es innerhalb fingierter Welten Wahrheiten und Irrtümer? Offenbar ja! Das ist kein Selbstwiderspruch. Wie uns die apriorischen Postulate nicht Wahrheiten waren, sondern Instrumente, um Wahrheiten zu erzeugen, so zimmern wir uns auch mittels fingierter Sätze Konstruktionen, innerhalb deren wieder, wie im Kosmos des „Gegebenen“, der Gegensatz Wahr-Irrig seinen vollen Sinn gewinnt. Das kann gar nicht anders sein. Denn die Geltungsschichten zweiter und höherer Ordnung hängen ja in sich so zusammen, daß die Logik von einem Gliede zum andern sicher führt; sicherer sogar als in der vielverwirrten „ersten“ Welt der Erkenntnis. Und jedes Glied ordnet sich nach absichtsvoll ersonnenen, aber nichtsdestoweniger strengen Regeln dem zugehörigen Gliede der Originalschicht bei; jedes Urteil über eine Beziehung in der fingierten Fläche kann also durch eines innerhalb der originalen mittelbar verifiziert werden. Es wäre ja auch lächerlich, wollten wir etwa spektroskopische Beobachtungen als Wahrheiten, Sätze dagegen über die Schwingungszahlen der Lichter wie Fiktionen behandeln: wiewohl wir die Schwingungstheorie selber eine Fiktion heißen müssen. Das Alsob ist da Voraussetzung; unter dieser Voraussetzung sind einzelne Behauptungen „wahr“ oder „unwahr“; im Gegensatze zu den Wahrheiten im „Datum“ mag man von solchen als von „Wahrheiten höherer Schichten“ reden. Und je feiner eine Wissenschaft sich ausbildet, gerade um so mehr trachtet sie, ihre Aussagen aus den Regionen unmittelbarer Erfahrung in die oberen Schichten emporzutreiben.

4. Objekt der Biologie: Der lebendige Gegenstand und das lebendige Geschehen

Wollen wir nun wissen, welcher Fiktionen die Biologie benötigt, so müssen wir zuerst feststellen, welches Objekt ihr vor allen Wissenschaften eigentümlich ist. Denn soweit sie chemische und physikalische Erfahrungen verarbeitet, benützt sie selbstverständlich wie die apriorischen Axiome, so auch die grundlegenden Fiktionen der allgemeinen Naturlehre.

Zwar, das besondere Objekt der Biologie ist aus ihrem Namen sofort abzulesen. Aber ist „Leben“ denn auch wirklich ein Gegenstand, dem eine echte Wissenschaft entsprechen darf? Von zwei Seiten aus wird das bestritten. Ein kritischer Positivist wie G. Ricker kennt nur unzählige Vorgänge in Tieren und Pflanzen; aus denen sei der Begriff des Lebens eine bloße Abstraktion, die als solche kein einheitliches Problem in sich enthalte. Indessen — die Pflanzen und Tiere als ausgezeichnete Gruppen aus den übrigen Dingen hervorzuheben, weigert sich doch auch unser Methodenprüfer nicht; erkennt mithin an, daß, was in ihnen geschieht, gemeinsame Züge enthält; diese gemeinsamen Züge zusammengenommen bilden nun gerade, was wir übrigen Lebenserscheinungen nennen; erweisen sie sich als charakteristisch verschieden von den sonstigen Erscheinungen der Sinnenwelt, so steht das umsonst abgeleugnete Problem des Lebens trotz aller Dialektik eben doch wieder vor uns. — Jene Eigenart aber der vitalen Phänomene mag der dogmatische Chemizismus nicht anerkennen. Er äußert sich zwiefach. Die eine Schule erklärt anorganische Formbildungen für Analoga der organischen; die andere sucht den organischen Stoffwechsel in gemeine chemische Reaktionen aufzulösen. Quincke, Lehmann, Leduc haben Niederschläge von Metallsalzen in Wasser, flüssige Kristalle, schwimmende Tropfen mannigfacher Zusammensetzung zu zierlichen Gebilden sich auswachsen sehen, die an Algen oder gar Moose und Polypen von ferne erinnern; Rhumbler ahmt künstlich die Schalenbildung der Radiolarien nach; ja, karyokinetische Figuren entfalten sich vor dem erstaunten Auge in flüssiger Gelatine. Solche Schauspiele (aber warum eigentlich nicht bereits die Eisblumen unsrer Fenster? möchte ein Skeptiker fragen) verlocken Jünger des gelehrten Famulus Wagner wie Leduc und Benedikt zu „biomechanischen“

Fiktionen; die stellen sich, „als ob“ die Erzeugung des Lebendigen aus dem Toten künstlich sich bewerkstelligen ließe und die biologischen Rätsel damit zu Sonderfällen der physikalisch-chemischen würden. — Als den hervorragendsten Vertreter der anderen Richtung in der Gegenwart nenne ich JACQUES LOEB. Mit vollstem Rechte stolz auf seine Großtat, die Befruchtung von Eiern durch chemische Agentien, meint er im Lebewesen auf keine Wunder weiter zu stoßen als auf chemische Zersetzungen und Synthesen etwas aparter Art; solche zu erklären aber genügen die nötigen Fermente. Freilich, eines Laboratoriums werden die verwickelten Chemismen wohl bedürfen; allein, sollte ein solches nicht auch der Zufall einmal zusammenschütten können? Diese Fiktion des formgestaltenden Zufalls krönt den Gedankenbau; aber das Feld, in das sie die biologischen Tatsachen projiziert, ist leider statt eines Idealreiches ein Märchenland. „Es war einmal“, daß ein Palast ganz zufällig vom Himmel fiel; und was ist die Einrichtung eines Palastes gegen die der kleinsten Amöbe?

Also lassen wir den Chemizisten ihre schlechten Fiktionen und treten lieber an die Frage heran, wodurch das Leben, das Objekt der Biologie, von allen sonstigen Gegenständen der Welt sich unterscheidet. Die Frage gabelt sich alsbald. Wodurch unterscheidet sich der lebendige Gegenstand, das Tier und die Pflanze also, von den unbelebten Gegenständen, den Kristallen, Steinklumpen, Molekeln? Und welche Eigenheiten trennen lebendiges Geschehen von anorganischem? Aus diesen beiden Fragestellungen wird auch dadurch nicht eine einzige, daß man mittels dynamischer Formulierungen die erste in die zweite mühselig hineinzupressen versucht. Solchem Bestreben drängen die energetischen Tendenzen der Gegenwart zu; und das verführerische Beispiel des verworren-geistreichen Modephilosophen dieser Tage lockt manchen. „L'être vivant est surtout un lieu de passage, et l'essentiel de la vie tient dans le mouvement qui le transmet“: so sind die Organe nur das phänomenale Residuum eines Geschehens; und neben dem Geschehen ist die Gestalt des Dinges kein besonderes Problem mehr. Derlei Gedanken liegen JAKOB VON UEXKÜLL nahe; ihm war das Tier von jeher ein „Reflexbündel“; nun wirds ihm „ein bloßes Geschehnis“. Ähnlich meinte schon vor zwei Menschenaltern HUXLEY und jüngst wieder BATESON: ein Lebewesen sei nichts als ein „Wirbel“ chemischen und physikalischen Wechsels. Wachstum und Organisation ist für EUGEN

Schultz und Siegfried Becher „Handlung". Und kurz und gut: „alles Lebende ist ein Beziehungsvorgang" (Strecker).

Was sollen wir dazu sagen? Die natürliche Welt der Biologie, die von klar umgrenzten, rundumgreiflichen, duftigen, grünen und bunten Pflanzen durchwachsen, von scharfumkanteten, selbständigen Tieren durchlaufen, durchflogen, durchschwommen wird, projiziert uns da Einer in das farblose, formlose, untastbare Gefilde der wechselnden Energien; daß diese Fiktion möglich, leugnen wir nicht; aber ist sie nützlich? Als ein flüchtiges Aperçu vielleicht; sie lädt uns ein, Gewohntes auch einmal von einer ungewohnten Seite zu sehen; und das bleibt immer verdienstlich. Aber kann jemand mit diesem Denkmittel dauernd forschen? Er muß ja, sobald er ins Einzelne will, seine „Handlungen" und „Mouvements" doch immer wieder auf einzelne, leibhaftige Geschöpfe, auf Körper, Organe, Gewebe, Zellen beziehen und stößt somit stets von neuem auf den Gegenstand, an dem der Vorgang sich vollstreckt. Und vermiede er sogar, von Gehirnen, Adern, Knochen, Siebröhren, Blüten zu sprechen: um das unsäglich verwickelte Geschehen einigermaßen genügend zu beschreiben, muß er wenigstens ausgezeichnete Raumpunkte, an denen etwas geschieht, im Auge behalten; so wird ihm deren Ordnung dennoch schließlich zu einer festen Gestalt, die die mannigfachen Prozesse trägt. Und es bleibt dabei: um die statische Frage nach der Sonderheit des lebendigen Dinges kommen wir nicht herum.

5. Die organische Form

Sie besteht zunächst in der „organischen" Gliederung; Gliederung kennt kein Kristall, wohl aber jede Maschine; was bedeutet denn nun im Gegensatze zur maschinellen die organische Ausfaltung eines Ganzen in mannigfache, aber zusammengehörige Teile? Jene fügt äußerlich Stück an Stück; diese gliedert alle Glieder (oder, wo sie fehlen sollten — wie bei manchen Moneren, Bazillen, Bakterien — das Ganze) innerlich bis ins Untermikroskopische hinein (bis ins Unendlichkleine, meinten die Malebranche und Leibniz). Und zwar nicht nur der Form, sondern auch der Phase nach: noch innerhalb der kleinsten Zelle treten flüssige, halbflüssige, feste Elemente sinnvoll nebeneinander. Damit hängt nun die eigentümliche Labilität des Lebewesens zusammen, die gegen die Starrheit der Maschine so wundersamen Kontrast gibt: der Orga-

nismus ist gleichsam ein „Strom“ (J. GAULE). Dem entspricht die unerrechenbare Fügung seiner Bestandteile, die weiche und wechselvolle Kontur des Gesamtbildes, die Verjüngungen und Schwellungen, die krausen Verästelungen, die unerwarteten Verwicklungen und Verschiebungen der unzähligen Gewebe, Stränge, Röhren, Stäbe, aus denen die Struktur erwächst; kein schärferer Gegensatz dazu ersinnbar als die geometrischen Formen eines Kristalls, die Kalkulation einer Maschine. Deren Gerüst ist ferner durch Klammern, Schrauben, Lötungen zusammengehalten; in Tier und Pflanze dagegen bilden Verwachsungen und Verflechtungen innerliche Zusammenhänge; darum setzt sich auch kein Organ hart vom benachbarten ab; wie die Grenzen der Aggregatzustände und Stoffmagazine innerhalb der einzelnen Zelle, so verschwimmen die Ansätze des Nerven im Muskel, des Muskels in der Sehne; und auch die Übergänge zwischen Arm und Schulter, zwischen Auge und Augumgebung.

Die also durch Gliederung in tiefste Tiefe, Labilität, irrationale Linienführung und verfließende Einung der Teile charakterisierte Form des Lebendigen ist nun zugleich „spezifisch“. Darin liegt dreierlei. Erstens gleichen sich verwandte Lebewesen oder sind dem Menschenblick sogar ununterscheidbar. Zweitens sind die ungleichen Gestalten im allgemeinen durch ziemlich deutliche Marken getrennt; sonst bedeuteten sie ja nicht Spezies, sondern nur Varianten. Drittens stufen sich die Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten so ab, daß der Betrachter unwillkürlich zur Systematisierung der Mannigfaltigkeit getrieben wird. Schon der rohe Barbar (wiewohl vielleicht noch nicht der eigentliche Wilde) benennt ja unwillkürlich etwa Vögel oder Fische als Klassen, innerhalb deren er einzelne Arten unterscheidet; die Begriffe der wissenschaftlichen Zoologie und Botanik sind nur Ausführungen der bereits vom primitiven Menschen geschaffenen Ansätze. Nun bieten auch die Kristalle zu derlei Klassifikation Anlaß; aber es steht dabei doch verschieden. Die kristallinischen Systeme nämlich lassen sich mathematisch definieren; während die der Lebewesen sich um gewisse Typen zu gruppieren scheinen. Da liegt denn die morphologische Grundfiktion nahe: man denkt sich den Typ als die Urform und tut, „als ob“ man glaubte, daß die einzelnen „verwandten“ Arten genetisch von ihm ausgegangen wären; extrem atypische Gestalten werden für die spät entsprungenen, überleitende für früher aufgekommene ausgegeben; und so deduziert man zahl-

reiche spezifische Formen aus einer idealen (vgl. VAIHINGER, neuerdings auch A. NAEF). Der Satz ließe sich umdrehen: als spezifisch im genauen Wortsinne gilt uns nur die Form, die auf einen Urtyp hinzuweisen scheinen kann.

Aus dem Systeme der um Typen gruppierten Spezies aber erwächst dem Geiste allmählich deren Stufenleiter; ROBINET war wohl der erste, der folgerichtig ihre Lückenlosigkeit behauptete und die Gestalten der Wirklichkeit als Ausformungen eines „Prototypus“ auf eine Idealfläche projizierte, solcherweise (1768) noch vor GOETHE (1790) die morphologische Fiktion bewußt zur Einheit schmiedend. LAMARCK sodann bemerkte (1809), wie keines der einfacheren Lebewesen sonderartige Organe für sich allein besitze; was dem Urtiere und der Urpflanze angehöre, bleibe vielmehr Eigentum aller höheren Geschöpfe, die dann Werkzeug für Werkzeug zum alten Kapital hinzuerwürben. Zu dieser Betrachtung füge man die Hypothese des Funktionswechsels; und die Lehre von den Homologien und Analogien im Bau der Lebewesen steht auf ihren Beinen. — Die von den Korrelationen erwächst aus der Bemerkung, wie bei sonst verschiedensten Gestalten in vergleichbarer Art Eigenschaft zu Eigenschaft sich gesellt; eine Eigenschaft die andere „bedingt“, fingiert man unwillkürlich; oder aber, man verwandelt die allgemeine Fiktion in speziellere Hypothesen und vermutet etwa Wachstumshemmungen, trophische Einflüsse, Hormonenwirkungen hinter dunklen Worten. Die Begriffe aber der Korrelation, Analogie, Homologie werden Instrumente, um aus dem Rohstoff von Ähnlichkeiten und Unähnlichkeiten die definitive natürliche Ordnung der Organismen zu schaffen, und solche Ordnung hinwiederum wird uns Bedingung, damit wir gerade von „spezifischer“ Form reden dürfen. Die ist nun den Reichen des Lebendigen allein eigen. Und auch sie geht bis ins Kleinste, ja ins Untermikroskopische hinunter. Noch die Elemente der Zellen sind bei verschiedenen Arten verschieden gebaut: die Serumforschung beweist es.

6. Die organischen Funktionen

Unter den besonderen Funktionen der Lebewesen ist das Hervorgehen der jungen Exemplare aus dem Elterleibe vielleicht die unvergleichlichste; wer sie mit den Spaltungen jener künstlichen Tropfen zusammenstellt, spielt ja nur; denn dort halbiert

sich Strukturloses, das ist so wunderbar nicht; hier dagegen zerbricht organische Form und rundet sich wieder zur Gänze. Dabei aber erstehen selbst bei Einzelligen Organoide immer wieder neu; bei den höheren Tieren und Pflanzen gar bildet sich während der Ontogenese beständig spezifische Gestalt aus Anlage. Und was da im Vollen geschieht, wiederholt sich teilweise bei jeder Regeneration. Ja, auch die Assimilation ist im Grunde nichts anderes; spezifische Form stellt sich her, nur im kleinsten Raume statt im Gesamtbau: schon CASPAR FRIEDRICH WOLFF sah die Einheit von Ernährung, Wachstum, Erzeugung. Da wäre es nun höchst oberflächlich, wollte man das Heranwachsen und Regenerieren der Kristalle mit dem des Lebendigen enger zusammenfassen; oberflächlich bleibt sogar noch die (von JEAN LAMARCK einst gepflanzte) Meinung, der eigentliche Unterschied bestehe darin, daß ein Mineral durch „Juxtaposition", Tier und Pflanze durch „Intussuszeption" der Nahrungspartikel zunähmen; nein; darin gliche jedes quellende Kolloid dem Organismus. Sondern das Entscheidende ist dies: wenn ein Kristall entsteht und sich vergrößert, so setzen sich die unveränderten Molekeln überall da an, wo sie gerade den festesten Halt finden; und das Gesetz ihrer Richtungen gibt dem ganzen Körper seine Figur. Wächst dagegen ein Lebewesen heran, da bildet es erstlich alle Teile der Nahrung so um, daß sie seinem artlichen Bau sich fügen; sodann transportiert es sie durch innere Kräfte an die ausgezeichneten Punkte, die ihrer „bedürfen" (wie sich eine gut illustrierende psychologistische Fiktion ausdrückt); und zudritt bestimmen die Bausteine nicht etwa durch ihre Gestalt und Fügung statisch die Leibesform; sondern zunächst dynamisch kraft besonderer Chemismen die Struktur und Konsistenz der Zellen und Gewebe; und diese erst entscheidet über die Architektur des Ganzen. Wer also annimmt, die Quarzmolekeln seien so gestaltet, daß ihr gegittertes Aneinander jenes charakteristische Prisma unmittelbar ergibt, der ersinnt eine mögliche, ja wahrscheinliche Hypothese; wer dagegen spräche, die winzigsten Elemente des Menschenkörpers hätten solche Figur, daß sie, fest aneinandergelegt, einen Homunculus ausmachten, redete Unsinn; höchstens dürfte man ganz vage Vorstellungen ähnlicher Art — wie etwa HAACKES Gemmarienlehre — als heuristische Fiktionen (zweifelhaften Nutzens freilich) passieren lassen.

Den Stoffwechsel nennt man als weiteres Merkmal des Lebens. Aber eine Stoffwechselmaschine ließe sich allenfalls er-

denken. Warum sollte nicht ein geschickter Techniker Vorrichtungen zu endothermischen Synthesen mit Verbrennungsherden so verbinden können, daß die Kette für lange Zeit einen regelmäßigen Wechsel von Zersetzung und Aufbau gewährleistete? Und jener oft als lebenseigen aufgefaßte Zug: die Auswahl gerade der dem Organismus geeigneten Nährmittel, die von den assimilierenden Zellen geübt wird — braucht sich von Einpassungen katalytischer Agentien in besondere Reaktionen grundsätzlich nicht zu unterscheiden. Aber vier Seiten des Stoffwechsels sind wirklich ausschließlich vital. Die erste berührten wir eben: beim Assimilieren baut sich immer gerade die Substanz auf, deren das spezifische Gerüst zur Ergänzung bedarf; ja, wunderbarer: dasselbe Laboratorium verarbeitet dieselben Stoffe in verschiedener Weise, je nach den wechselnden Wünschen des Gesamtleibes. Diese, so sagen wir, „regulieren" den Stoffwechsel. In den Leberzellen z. B. wird das als Reservestoff abgelagerte Glykogen genau in dem Maße wieder in Traubenzucker zurückverwandelt, als der Traubenzucker des Blutes unter die Norm zu sinken droht; und umgekehrt transformieren und polymerisieren die Leberzellen die ihnen vom Darm aus zuströmenden Zuckerarten zu Glykogen, sobald die Glykogendepots in den Muskeln und Drüsen vorläufig genügend gefüllt sind (Neumeister). Es wandeln also Einflüsse von einem Körperteil her die Funktion eines anderen beständig ab; die Funktion: das bedeutet aber doch wohl die Struktur im kleinsten Raume. Denn will man irgendwo neue Wirkungsweise, so braucht man auch neues Werkzeug; Struktur und Funktion gehören zusammen „wie Stoff und Kraft, Leib und Seele" (Oskar Hertwig). Und zwar verändert sich beides, Funktion und Struktur, immer so, daß der Leib als Ganzes dabei aufs allerbeste sich erhält. Solche Strukturveränderung nun müssen wir auch da annehmen, wo sich's um Gewöhnung des assimilierenden Organs an bisher widerstrebende Nahrung oder um seine Entwöhnung von sonst beliebter handelt. Auch die Umwelt mithin — und das ist die dritte Eigenheit des Lebens — baut lebendigen Bau um; das wäre nichts Besonderes; besonders ist nur, daß die Wandlung immer wieder spezifische Form hervorbringt und zwar seltsamerweise genau diejenige, die sich unter neuen Verhältnissen am sichersten zu wahren vermag. Solche Umgestaltung, die den Umständen Rechnung zu tragen scheint, nennen wir „Anpassung".

Anpassung also und Regulation im Assimilieren, nicht das Assimilieren selber ist scharfes Kennzeichen des Lebens. — Von Gewöhnung redet man freilich wohl auch im Unbelebten; insbesondere macht WOLFGANG OSTWALD auf gewisse Erscheinungen an Kolloiden aufmerksam. Sinkt nämlich ein adsorbierender Körper allmählich in eine kolloidale Lösung, so adsorbiert er mehr als bei schnellem Eintauchen; das „Adsorptionsgleichgewicht“ steigt durch „Gewöhnung“. Und Eiweißlösungen werden durch Jonten um so vollständiger gefällt, je geschwinder die Fällungsmittel herangeschafft werden; mit der Zeit gewöhnen sich die Suspensionen gleichsam an den Angriff. Allein derlei Vorkommnisse, die man sich leicht plastisch illustriert, wenn man die Fantasie in molekulare Oberflächengestaltungen einwühlt, sind doch nur spielende Analogien zur organischen Gewöhnung; es handelt sich dort ja nicht um dauernde Einschmiegung von Struktur in gewandelte Außenwelt durch leise Wandlung, sondern um ein verändertes Verhalten amorpher Massen gegenüber verlangsamtem und gegenüber beschleunigtem Eingriff; die geduldige Vokabel „Gewöhnung“ deckt zwei ganz verschiedene Vorstellungen: einmal steht ein Ding vor uns, das für die Zukunft frische Eigenschaften und Bereitschaften gewonnen hat; das andere Mal bleibt das Ding sich gleich in der Fähigkeit, auf zeitlich verschieden abgemessene Einflüsse auch verschieden zu reagieren. Somit beginge, wer hier einen Übergang vom Unlebendigen ins Lebendige erblicken wollte, einen groblichen Quaternio terminorum.

Zum vierten aber: wie erhält sich inmitten fortwährender Zersetzung die Architektur des dissimilierenden Körpers? Denn aus dem Holz, mit dem er geheizt wird, besteht hier der Ofen selbst. Die plumpe Annahme eines Nebeneinanders zweier Modifikationen des Eiweißes, einer labilen und einer stabilen (LOEW), genügt denn doch nicht, um das Wunder zu umgreifen. Nein, Erhaltung hier, Neubau dort von spezifischer Gestalt: das bleibt das Lebensrätsel.

Bleibt es auch, wenn wir die organische Sekretion in Betracht ziehen. Selektiver Osmose bieten auch außerhalb des lebendigen Leibes die semipermeabeln Membranen geeignete Stätten; daß jedoch dieselbe Haut denselben Stoff einmal durchläßt, ein ander Mal zurückhält, daß sie m. a. W. ihre feinste Struktur abändert — und zwar wieder im Sinne der Bewahrung des Gesamtbaus: das ist ein Zug des Lebens und des Lebens allein.

7. **Die organischen Funktionen** (Fortsetzung)

Auf die gleiche Erwägung werden wir geleitet, wenn wir an eine weitere Eigenheit des Organischen treten: die Reizbarkeit. Eine Reizmaschine läßt sich konstruieren: für möglichst viele Farben, Töne, chemische Einflüsse seien Empfangsapparate eingerichtet — ein reiches Register von Tasten, die Bewegungsapparate in Gang setzen; man könnte die Klaviatur durch Klappen verdeckt denken, die ihrerseits von anderen Einwirkungen wegzuschieben wären; dann hätte man sogar ein Gleichnis für die „heterogene Induktion" (NOLL). Aber unnachahmlich bliebe zunächst wiederum jene Abwandlung des Instrumentes, die sich als Einstellung auf unbekannte und als Gewöhnung an schädliche Reize offenbart. Das geht aber noch viel weiter. Reize, die ehedem zum Griff lockten, werden Signale für Flucht und umgekehrt; es ist, als ob eine Taste, auf deren Anschlag heute Cis erklang, morgen C tönen ließe; eine Verbindung wird automatisch umgelegt, und zwar wiederum so, daß der gesamte Leib möglichst sicher in seinem Bestand erhalten bleibt. Die dauernden Verbindungen aber werden durch den Gebrauch immer brauchbarer, „die Bahnen schleifen sich aus", wie man in der Nervenphysiologie (seit ALEXANDER BAIN) gerne sagt. Man könnte das mit der Auszerrung einer elastischen Schnur oder der Ausleierung eines Scharniers vergleichen; der Unterschied ist nur, daß solche Maschinenteile bei dem Vorgange potentielle Energie oder auch Stoff verlieren; während die lebendige Substanz ungeschädigt bleibt, ja vielleicht gar an Stoff zunimmt; eben in solchem Wachstum hat man wohl die Ursache für die Einübung der Nervenfasern auf wiederholte Reizung gesucht (HEINZ WEBER); vielleicht irrtümlich; Tatsache bleibt, daß adäquate Reize trophische Wirkung ausüben (HERBERT SPENCER, WILHELM ROUX). Und mehr: unaufhörlich modellieren Reize aller Art den Bau der Organismen. Licht erzeugt Pigmente und treibt an derselben Stelle derselben Pflanze Blüten hervor, wo im Schatten Laubblätter ausschlügen; Wärme steigert das natürliche Wachstum, Kälte dichtet Haar- und Federkleid; Trockenheit verfilzt Blätter und Stengel; Wasserumgebung hemmt die Porenbildung in der Pflanzenhaut. Was wäre das für eine Maschine, die durch Einflüsse der Außenwelt sich unablässig veränderte, ohne damit ihre maschinelle Struktur einzubüßen? Im Gegenteil: all der Wandel geschieht in dem Sinne, daß die Gesamt-

form des lebendigen Wesens ein Minimum an Beeinträchtigungen erleide.

Ganz ebenso läßt sich nun auch der letzte Zug beurteilen, der als Eigenart des organischen Reiches betrachtet wird. Die Bewegungen der Tiere und Pflanzen gehören mit ihrer Reizbarkeit eng zusammen. Bewegung ist ja nichts als Reaktion auf Reize. Fände die immer in gleichem Sinne statt, also daß jeder Einwirkung von draußen ihre ganz bestimmte Antwort ein für allemal entspräche, so würde die Mannigfaltigkeit dieser Antworten nur auf wunderbar verwickelte Automaten schließen lassen; noch die seltsamsten Instinkte könnte man ohne weiteres maschinell deuten. Wo aber Instinkte sich verändern, wo Handlungen neuen Umständen sich anschmiegen, wo Griff und Flucht gelernt wird: da steht es anders. Da wird offenbar die motorische Leibessubstanz umgebaut; und zwar abermals so, daß die Gestalt des Organismus sich aufs beste bewahrt.

8. Das Lebensproblem als Formproblem, Begriff der Typovergenz

Wir fassen alles zusammen. Das Kennzeichen des Lebens ist organische und spezifische Form und organische und spezifische Formung; „Formung“ aber heißt: Erhaltung und unter Umständen Ummodelung der Form; im großen beim Wachstum, bei Regenerationen, bei Abwandlungen durch Reize; im kleinsten beim Stoffwechsel und bei den Einübungen und Gewöhnungen jeder Stunde. Dies ist das Lebenseigentümliche — und nicht die nackten Tatsachen des Wachstums, des Stoffwechsels, der Reizbarkeit, der Beweglichkeit — Tatsachen, die teils auch in Kristallen und leblosen Kolloiden zu beobachten sind, teils maschinell sich nachbilden ließen.

Die Sicherheit, mit der das Leben aus rohen Anfängen immer wieder vollkommene Form hervortreibt und zerbrochene Form so oft glücklich herstellt, gemahnt fast an das Zurückschnellen gedehnter oder gepreßter elastischer Körper in ihre Anfangslagen. Von hier aus ohne Zweifel gewann Herbert Spencer sein berühmtes Bild vom Leben als einem Gleichgewichtssysteme; es ist oft erneuert worden: von Haacke und von Le Dantec, von Przibram und ganz neuerdings sehr nachdrücklich von Cohen-Kysper; Holmes, Rauber, Bateson betrachten Leibesverluste

als Spannungen und Regenerationen als deren Ausgleiche; an ein chemisches Gleichgewicht zwischen verschiedenen Grundstoffen denkt dagegen GAULE. Wie sollen wir uns zu dieser Projektion der vitalen Phänomene auf die Fläche imaginärer Mechanistik stellen? Als zusammenfassender Begriff ist die Fiktion ja recht ansprechend; hätte sie nur nicht den Fehler mancher zusammenfassenden Begriffe, daß sie schärferer Analyse ausbiegt! Freilich, wenn ein abgehackter Quappenschwanz wieder wächst, das gemahnt in gewisser Hinsicht an die Ausgleichung eines elastischen Potentials bei Aufhebung eines Druckes; aber es handelt sich doch in Wahrheit um ganz andere Dinge. Dort um ein Spiel von Kohäsionen und Schub oder Zerrung: hier um Umwandlung von Lebenssubstanz und um ein Aufsuchen neuer Plätze durch die kleinsten organischen Teilchen, das von bloßem Geschoben- oder Gezogenwerden weit entfernt bleibt. Nähern wir also die beiderlei Vorgänge zu innig, so karrikieren wir unwillkürlich das Gesicht des Lebens; und die Gefahr wächst, wenn wir den physikalischen Begriff der Formenergie auf die Biologie übertragen, ohne ausdrücklich zu bemerken, daß hier das Wort etwas völlig Anderes meint. Ist somit die Fiktion Spencers nicht ganz unbedenklich, so fragt sich noch, was sie nützen kann. Wenig, so kommt es uns vor. In der Mechanik und Elektrik wird der Begriff des Gleichgewichts zum Instrument, grundlegende Formeln zu gewinnen; das chemische Gleichgewicht läßt sich für jede Reaktion ziffermäßig darstellen. Dagegen bietet der Ausdruck „vitales" oder „funktionales Gleichgewicht" keinerlei Gelegenheit, Mathematik auf Erfahrungen anzuwenden; er sagt uns im Grunde nicht mehr, als daß der lebendige Stoff nicht zur Ruhe kommt, bis er in die ihm eigene Form gegossen ist.

Das Problem des Lebens ist und bleibt ein Formproblem. Besonders scharf hat das DRIESCH erkannt; sein Vitalismus wurzelt hier. SCHAXEL betont es heute wieder energisch. Bei ROUX flüchtet sich der Formbegriff in das Präfix „selbst", wenn er als wesentliche Leistungen der Organismen Selbstproduktion, Selbstbewegung, Selbstregulation usw., kurz Selbstleistung oder Selbsterhaltung aufführt. Ich nenne die spezifische organische Form in diesem bestimmten Zusammenhange und zum Zwecke bestimmter Definition „Typus"; und so heiße mir denn die Tatsache, daß sämtliche Lebensfunktionen das Ergebnis haben, „Typus" zu erzeugen, „Typovergenz". Dann ist also Typus und Typovergenz

der besondere Gegenstand der Biologie; auf diese beiden Begriffe müssen sich demnach ihre besonderen Axiome und Grundfiktionen beziehen, falls sie deren eigene hat, über diejenigen hinaus, die Physik und Chemie konstituieren.

9. Individualität und Entwicklung

Um über organische Form nachdenken und irgend etwas aussagen zu können, dafür bedürfen wir eines Allgemeinbegriffs, der Dauer der Gestalt im Wechsel des Stoffes ausdrücke; ein Korrelat also zur Substanzkategorie, die umgekehrt den Stoff im Wechsel seiner Gestalten dauern läßt und so den für Physik und Chemie konstituierenden Begriff der Materie aus sich entläßt. Die Verwandtschaft des neuen Denkmittels — „Individualität“ wollen wir's nennen — mit der Substanzialität geht noch weiter; beide Urbegriffe quälen sich in innerlicher Spannung; beharrende Substanz ohne mannigfache Wirkung, Stoff ohne Kraft ist undenkbar; und die Individualität („Totalität“, sagt HARALD HÖFFDING) fordert Einheit im Vielen, Ganzes aus Teilen (ein letztes Atom wäre kein „Individuum“, wenigstens kaum im besten Wortsinne). Woher die beidseitige Zwiestrebigkeit der Begriffe? Sie stammt aus gemeinsamem Ursprung. Denn dem Icherleben entquellen beide Denkgebilde (vgl. auch HANS DRIESCH und JULIUS SCHAXEL). Wir erfahren unser Ich als beständiges Zentrum unserer Handlungen und Wandlungen; so werden wir in jedem wachen Augenblick für uns selber selbbleibende Substanzen, deren Attribute wechseln; und dieses allsekundlich sich wiederholende Erlebnis übertragen wir anthropomorphosierend auf die Dinge draußen, substanzialisieren auch sie und machen sie uns dadurch erst verständlich. Indem wir nun aber, was wir in jedem Augenblick erfahren, erinnernd zusammenfassen und so unser Ich in Gegensatz zu allem Du setzen, indem wir es m. a. W. als Persönlichkeit erkosten: prägen wir den Begriff der Individualität. Den wenden wir nun zwar nicht wie den der Substanz auf alle Dinge an; auf eine Auswahl nur; besonders gern aber auf die Organismen. Denn Leben gilt uns „nur insofern für Leben“, „als es unsrem eignen Zustand gleicht“ (GAULE; vgl. SCHAXEL).

Ist der Begriff der Individualität nun (wie HANS DRIESCH und WILLIAM STERN meinen) als notwendige Denkform, als echte Kategorie oder (wie RICHARD MÜLLER-Freienfels lieber will) als

bloße Fiktion zu betrachten? Daß er für biologische Beschreibungen unerläßlich, wäre ja kein Beweis gegen diese Ansicht; wohl aber fiele sie dahin, wenn sich zeigen ließe, daß wir ohne ihn überhaupt nicht zu denken vermögen. Und in der Tat, das läßt sich zeigen. Denn er ist ja untrennbar verkittet mit der Unterscheidung von Ich und Du; da aber Urteile nichts sind als Signale, die in Mitmenschen Erwartungen erregen sollen (wie ich anderwärts ausgeführt habe), da der ideale Einsiedler also zwar schauen und vorstellen, niemals jedoch urteilen könnte: so ist ohne den Individualitätsbegriff kein Urteil überhaupt gedenkbar. Da nun weiterhin Wahrheit und Unwahrheit außerhalb des Urteils nicht angetroffen wird, so ist dieser Begriff letzte Voraussetzung für die Möglichkeit wahrer oder unwahrer Aussagen; folglich auch für die Möglichkeit irgend einer Fiktion; folglich darf er selbst nicht als Fiktion, er muß als echte Kategorie angesprochen werden. Somit nehmen wir's als apriorische Forderung: denke alles, was du als lebendig betrachten willst, zugleich als Individuum, das Mannigfaltigkeit in der Einheit seiner Form zusammenspannt und diese Form im Austausche der Stoffe bewahrt.

Gegen die Erfüllung des Postulats scheint die Erfahrung sich zu sperren; sie zeigt uns auch im Lebendigen — und gerade im Lebendigen — unaufhörlichen Wandel der Gestalt. Dieser Widerspruch zwischen Postulat und Wahrnehmung will ausgeglichen sein; und das kann nur geschehen, indem wir in den Gestaltbegriff gleichsam die Zeitdimension hereinziehen. Als die Eine Gestalt, die im Wechsel der Stoffe dauert, betrachten wir nicht mehr die des Mannes in einem einzelnen Momente seines Daseins; sondern die als gesetzmäßig zusammenhängend aufgefaßte Reihe von Gestaltphasen, die mit der Keimung beginnt und mit dem Tode endet. Nicht Raupe, nicht Imago für sich enthält die Gesamtform einer Schmetterlingsart; sondern diese individuelle Form übergreift Ei, Raupe, Puppe, Geschlechtstier. Unzählige einander ablösende Figuren bedeuten somit eine einzige Morphe. Nicht der jeweilige Zustand des Lebewesens macht demnach seine Individualität aus, sondern seine dauernde „Entelechie"; ARISTOTELES zuerst wurde sich der Denknotwendigkeit bewußt. Deutlicher noch stellte sie sich vor GOETHEs Geist: Individualität ist Einheit vieler Erscheinungsmomente in der Idee. — Also wird aus der Vermählung der beiden Kategorien der Individualität und der Veränderung eine Kategorie niederer Stufe geboren: der Begriff „Entwicklung"

(„Metamorphose“, sagte GOETHE). In ihm liegt die Forderung beschlossen, alle Abwandlung der Figur eines Individuums aus dessen ideeller Dauerform selber, aus einer inneren Gesetzlichkeit mithin, abzuleiten. Und „Individuum“ heißt von nun an, was seine Gestalt aus sich selber und nach eigener Regel „entwickelt“; im Gegensatz zu den toten Dingen, deren Gestalten dauern, bis äußere Einwirkungen sie in beliebiger Weise modeln.

Bis hierher stehen wir auf apriorischem Boden; jetzt aber geschieht der Individualitäts-Kategorie, was in der Physik dem Substanz- und dem Ursachsatze begegnet: folgerichtiges Weiterdenken des einheitlichen Postulats führt dennoch zu einer Antinomie.

Denn daß doch auch die Außenwelt an der Entwicklung irgendwie beteiligt sein muß, liegt ja zutage. Mein seelisches Werden fühle ich immerfort von fremden Einflüssen gehemmt und gefördert; und ohne Regen und Sonnenschein keimt kein Pflanzensame. Wie steht es nun aber? Sollen wir das Hereinwirken fremder Systeme in ein lebendiges nur als Bedingung dafür auffassen, daß die qualitativ in sich bestimmte Entwicklung einsetzt? Verhalten sich also in unsern Beispielen pädagogische Anregungen zur psychischen und feuchte Wärme zur vegetativen Entfaltung etwa wie das Aufziehen zum Laufe einer Uhr? Oder arbeitet die Umwelt mit der inneren Konstellation des Lebewesens gleichberechtigt zum Ziele zusammen? — So treten die beiden einander widersprechenden Ideen der Evolution und der Epigenese auf den Plan.

Die unmittelbaren Einflüsse der Umwelt freilich, wie sie dem Physiker und Chemiker sich bieten, kann der Epigenetiker für seine Zwecke noch nicht verwenden, ohne in Selbstwidersprüche zu geraten. Denn vom Begriffe der Entwicklung ging ja auch er aus; einheitliche Form mithin blieb ihm in allen Phasen das werdende Individuum. Und offenbar vermögen die sinnlos wechselnden Wirkungen der Hitze und Kälte, der Feuchte und Trocknis, der Luft- und Wasserbewegungen solche Form niemals zu garantieren. In der Tat: wo Spuren fremden Eingriffes sich unzweideutig offenbaren, scheiden wir den Vorgang ausdrücklich aus dem Bereiche der Biologie ab: Ionisierungen innerhalb lebendiger Substanzen durch violette Bestrahlung, Einbuchtungen oder Ausbuckelungen lebendiger Gewebe durch äußeren Druck oder Zug, Verbiegungen von Bäumen durch Winde, Auskerbungen von Blättern durch Raupenfraß würden wir der organischen Entwicklung

gar nicht mehr zurechnen. Soll vielmehr die Außenwelt echte Entwicklung mitbestimmen, wie der Epigenetiker will, so darf sie auf den Keim nicht mechanisch, sie muß vielmehr durch ein übersinnliches Medium einwirken, dessen schaffende Kräfte sie anregen mag; die Analogie ist da unsere eigene durch Eindrücke von draußen angeregte Handlung. Zwischen dieser Ansicht nun und dem Evolutionismus, der alle Möglichkeiten künftiger Form im Keime schon präformiert denkt, kann Erfahrung niemals entscheiden.

Denn fingieren wir selbst den idealen Biologen, der von Augenblick zu Augenblick Teilung und Verschiebung jeder Zelle innerhalb eines Embryo kennte und gar vorausberechnete. Er würde immer nur wissen: bei der und der Temperatur, dem und dem Dampfdruck, den und den Ernährungsverhältnissen geschieht gerade diese Ausstülpung oder Auffärbung. Ohne daß ein befruchtetes Ei da war, das wußte er anderseits, an einem beliebigen Klumpen toter Kolloidmasse geschähen diese Vorgänge nicht. Nun gut: sind da die fremden Systeme nur notwendige Auslöser dessen, was schon von Anfang an im Ei lag? oder war das Ei nur ein Rohstoff, der dem von den fremden Systemen her aufgereizten Agens der Bildung zur Bildung freilich notwendig war? Auffassungssache! wird auch solch ein absoluter Wisser rufen müssen. Es sei denn, er könnte den Lauf jedes einzelnen Atoms konstruierend verfolgen; aber damit geriete er abermals aus dem Reiche der Biologie in das der allgemeinen Mechanik.

Man sieht, beide Vorstellungen, die evolutionistische wie die epigenetische, projizieren die biologischen Tatsachen auf eine außerbiologische, genauer: auf eine rein philosophische Ebene. Nicht entwickelt sich also in wahrhaftiger Wahrheit der Organismus nach inneren Gesetzen, noch durch Anregungen von außen; sondern ich schildere seine Entwicklung, „als ob“ das eine oder das andere der Fall wäre. So entspringen zwei entgegengesetzt gerichtete, aber gleichberechtigte Biologien.

10. Die evolutionistischen Fiktionen

Jede der beiden Grundfiktionen faltet sich in verschiedene Bilder auseinander, deren Charakter zwischen dem der Fiktion und dem der Hypothese „höherer Schicht“ (§ 3) eigentümlich schwankt; es kommt darauf an, ob Erdichter und Benutzer sie bloß als

Denkmittel frei verwenden oder auf ihre Verifizierung und Widerlegung sinnen; und wenigstens widerlegen lassen sich die meisten von ihnen durch empirische Beweise.

Der Evolutionismus beginnt mit der naiven Einschachtelungshypothese. Sie findet sich schon bei AUGUSTINUS, der hier vielleicht auf den Spuren jüdischer Rabbinerweisheit ging: wir alle haben in Adam mitgesündigt, da unsere Leiber in seinem Samen präformiert ruhten und unsre Seelen in seiner Seele beschlossen lagen, bevor er in den Apfel biß. Zum Teil mit des Kirchenvaters Theologemen begründet noch SWAMMERDAM die Lehre, die er wohl als Erster auf alles Lebendige anwendete; MALEBRANCHE führte sie dann in die Philosophie ein und beglaubigte ihre Möglichkeit durch die unendliche Teilbarkeit der Materie, die noch in kleinsten Raum auch die verwickeltste Form zu bannen gestatte. Durch LEIBNIZ' Autorität gestützt hielt sich die seltsame Doktrin bis tief ins 18. Jahrhundert, selbst noch einige Zeit nachdem CASPAR FRIEDRICH WOLFF sie mit den bündigsten Beweisen und den saubersten Kupfern widerlegt hatte. Dann freilich mußte sie allmählich absterben: kleine Pälmchen oder Menschlein konnten im Ei oder Samen nicht länger eingewindelt schlummern. Aber vielleicht besteht — und dies ist die zweite Verkleidung der präformistischen Fiktion — der Keim aus einem molekularen Gerüst, dessen Glieder denen des künftigen Leibes Punkt für Punkt entsprechen? Vorgeschwebt hat solch eine Vorstellung bereits DESCARTES, wenn er vom „Rudiment" der lebendigen Form im Samen sprach. Ausgemalt hat sie zuerst ein gedankenreicher Botaniker, der im übrigen eher epigenetische Neigungen hegte, CARL VON NÄGELI. Er ließ sein „Idioplasma" strangförmig vorwärts wachsen; jedes „Micell" des Baues mußte ihm eine kommende Zelle, jeder Micellenverband ein Organ vorausbedeuten (1884). Viel geschlossener und folgerichtiger bildete dann (1892) der strengste der modernen Evolutionisten, AUGUST WEISMANN, dieselbe Fiktion aus. Sein „Ahnenplasma" oder „Id" ist eine feste, an Mannigfaltigkeit dem werdenden Leibe ebenbürtige Organisation; Zellteilungen schieben deren Elemente, die „Biophoren", an vorgezeichnete Plätze; jedes Element gestaltet den ihm zugeordneten Körperteil in seiner Weise aus; Reserveidioplasma, das unverändert in die somatischen Zellen hinüberwandert, sorgt für Regenerationen; Doppelanlagen, die den Bau der Idenbündel, der „Idanten", noch weiter komplizieren, machen Dimorphismen und Polymorphismen verständlich; die Ein-

flüsse der Umwelt wählen nur zwischen mehreren vorgebildeten Potenzen, wo sie Form zu bestimmen scheinen.

Das Bild ist tief durchdacht; nur leidet es an einer Überlast fiktiver Züge, die durch immer neue Hilfsfiktionen noch vermehrt werden mußten, damit peinliche Tatsachen schwiegen. Und schließlich brach das allzu künstliche Gebäude dennoch hoffnungslos zusammen. Denn erstens paßte es sich der zunehmenden Kenntnis vom Aggregatzustande der Zellen immer schlechter an; dieses flüssige, halbflüssige oder schaumkammerige Protoplasma, das dennoch von einem starren Kunstbau aus Biophoren durchzogen sein sollte: es war doch eine sonderbare Vision! Sodann: die „Heteromorphosen“! Wenn Herbst bei Garneelen an Stelle abgeschnittener Augenstiele antennenähnliche Gebilde oder wenn Haberlandt an den Blättern einer Moracee an Stelle vergifteter Hydathoden neue von ganz anderem Bau — von einem Bau, der außerhalb des Laboratoriums nie vorzukommen scheint — entstehen sah: so ist hier doch wohl kein Reserveidioplasma im Spiele? Denn daß es sich um Atavismen handle, die Ausrede würde die Position Weismanns wenig bessern. Es verträgt sich also übel mit Faktischem, daß jedes Biophor seine unweigerlich vorgeschriebene prospektive Potenz in sich tragen soll. Aber mehr: eine Furchungszelle, die nach Weismanns Annahme Potenzen für den halben, den Viertel-, ja den Sechzehntel-Leib tragen müßte, ist imstande, den ganzen zu bilden, wenn man sie isoliert; das zeigte Driesch an Echiniden, Wilson an Amphioxus: aus diesen Erfahrungen nun schmiedete der schärfste Denker der neuvitalistischen Epigenetik die tödliche Waffe gegen die Gestalt des Präformismus, die Weismann ersonnen hatte. Ein Botaniker hätte ähnliche Betrachtungen etwa an die Begonienblätter geknüpft, deren Stücke die Fähigkeit haben, die ganze Pflanze herzustellen: sollten denn wirklich in jedem Blatt so und soviele vollständige Keimplasmen schlafen? Die Austeilung der Biophoren also auf die Blastomeren kann keinesfalls, so zeigte Driesch, von Anfang der Furchung an erbungleich vor sich gehen: sonst könnte die halbe Zelle niemals die ganze Larve hervorbringen. Aber erbgleich kann die Spaltung eines starren Idengerüstes auch nicht sein: denn eine nach drei Dimensionen gegliederte Maschine kann nicht in zwei dem Ganzen wieder ähnliche Hälften zerlegt werden. Folglich bildet das Keimplasma keine feste Architektur aus Bausteinen, deren jeder für eine besondere Entwicklung von vornherein zugehauen wäre. Der

Evolutionismus muß vielmehr, wenn er sich halten will, nach neuen Kleidern suchen.

Schlagen wir denn WEISMANNs Bau entzwei; lassen wir die kleinsten Teilchen der Keimsubstanz frei im Zellsafte schwimmen; und denken wir diese Elementarmaschinchen nur nach einer einzigen Richtung periodisch wachsend und den also periodisch gegliederten Strang periodisch sich teilend (das Wie habe ich in meiner „Maschinentheorie des Lebens“ genauer erklärt): alsbald zerflattern DRIESCHs beide Argumente; das erste auch; denn nichts hindert nun, daß beliebig viele Partikeln jeglicher Sorte in die ersten zwei, vier, acht, sechzehn Blastomeren geraten und daß also ein verinseltes Blastomer der ursprünglichen Eizelle wieder vollkommen gleicht. Anderseits differenzieren sich die Zustände innerhalb des wachsenden Keimes um so mehr, je weiter die Furchung fortschreitet; der Chemismus ist an jeder der Zellwände anders als an der anstoßenden, im Zellinnern anders als an der Wand, im Zentrum der werdenden Morula anders als an der Außenfläche; also dürfen sich die verschiedenartigen Teilchen an verschiedenen Plätzen sammeln und bei späteren Abschnürungen allmählich in verschiedene Tochterzellen, schließlich in verschiedene Leibesgebiete übergehen. Solch ein Körperchen bedeutet jetzt natürlich nicht mehr eine künftige Zelle oder ein künftiges Organ; sondern gilt als geeignet, dem Gewebe, innerhalb dessen es dominiert, eine besondere Eigenschaft aufzuprägen. Das Biophor WEISMANNs hat sich damit in das „Gen“ der Mendeljünger, das „Pangen“ DARWINs und DE VRIES' umgewandelt; daß die einzelnen Gene-Pangene an ihre richtigen Stellen gelangen, hängt einerseits von der Gestalt und Natur eines jeden, andererseits von den lokalen Eigenheiten aller Plätze im werdenden Leibe ab; das ist im Prinzip nicht schwieriger zu begreifen, als die sinngemäße Verteilung jener „organbildenden Substanzen“, mit deren Hilfe JULIUS SACHS Wachstum und Regeneration im Pflanzenreiche erläuterte.

Nur ein Bedenken regt sich. Denselben Lebensstoff modelt die Außenwelt in mannigfache Endform; man kann ja das Wachstum besonders der Pflanzen in so vielerlei Bahnen willkürlich zwingen; und wenn nun anderseits die Gene den von ihnen beherrschten Bezirken den Stempel aufdrücken sollen: denken wir da diese Gene durch die äußeren Einflüsse mitgemodelt? vielmehr ihrem Gewebe vorgemodelt? oder sollen sie im Wandel der Gewebe unverändert bleiben? Man könnte auch dies annehmen und dann,

soviel ich sehe, fünffach interpretieren. Bei ausgeprägten Dimorphismen oder Polymorphismen dächten wir an Gene mehrerer Sorten, zwischen denen die Umgebung wählen müßte. Hier fällt uns gleich die sexuale Zwieförmigkeit ein: das unpaare Chromosom, das MAC CLUNY. EDMUND B. WILSON, T. HUNT MORGAN zuerst als Prägehaus fürs Geschlecht deuteten, und das Mendeln des Geschlechts bei der Zaunrübe und dem Stachelbeerspanner (CORRENS, GOLDSCHMIDT, R. HERTWIG) geben einigen Anlaß zur Verwendung des bequemen Schemas der „Doppelanlage", das einst WEISMANN ersonnen hatte, um vorwitzige Krittler vom Angriff auf sein System abzuhalten. In anderen Fällen von „Pluripotenz" (HAECKER) dürften wir annehmen, daß dominante Gene unter besonderen Umständen wieder rezessiv würden: so könnten selbst Atavismen experimentell erzeugt werden; wenn VÖCHTING zygomorphe und gespornte Linariablüten durch Beschattung radiär und spornlos macht, möchte jemand an so etwas denken. (Andere Beispiele bei GOEBEL.) Das brauchte nicht mit einem Ruck zu geschehen: Gene könnten ihre Dominanz ganz allmählich verlieren, wenn die Verhältnisse ihr ungünstig würden: da verkahlen dann filzige Pflanzen in schattiger Feuchte, verlieren Landpflanzen an wässerigen Orten ihre Spaltöffnungen; und der borstige Hinterleib von *Artemia salina* wandelt sich durch steigende Versalzung des Schwimmwassers in den nackten der Form *Milhausenii* (SEMPER). — Aber drittens möchten äußere Anreize der Vermehrung von Zellen, in denen dieses Gen herrscht, günstig sein und das Wachstum da hemmen, wo jenes mächtig ist. VALENTIN HAECKER führt, fußend auf Experimenten an Amblystoma, die Zeichnung der Tiere auf den Rhythmus der Zellteilungen zurück; so könnten auch bei unveränderten Genen Temperatur- und andere Einflüsse die Muster der Schmetterlinge (STANDFUSS, FISCHER) oder die Flecken der Salamander (KAMMERER) abwandeln. — Viertens mögen Gene durch Variation der Bedingungen in ungewohnte Gebiete des Körpers geraten, so daß etwa Rosetten statt Infloreszenzen entstehen; die meisten willkürlichen Abänderungen des Pflanzenwuchses, die VÖCHTING und KLEBS erzielten, lassen sich in dieser Art erklären; die an unerwarteter Stelle erscheinenden Ocellen der regenerierenden Ciona, von denen LOEB berichtet, gehören eben hierher. — Endlich der fünfte Fall: er läßt die evolutionistische Fiktion bereits fast in die epigenetische hinüberkippen. Wenn die endgültige Gestalt der Gewebe und Organe durch das

Zusammenwirken der präformierten Gene und der amorphen Flüssigkeit, in der sie schwimmen, hervorgebracht wird: so könnten chemische Umwandlungen dieser Flüssigkeit durch äußere Kräfte die werdende Gestalt umgestalten, auch während die Gene selbst ihren Bau beibehielten. An so etwas ist bei Verhornungen, Verholzungen, Hautverdünnungen — aber auch bei Gallenbildung und bei Umformung durch Pilzinfektionen — zu denken erlaubt. Ja, mehr: es könnte fremder Einfluß gelegentlich lebendige Figuren gleichsam von außen verzerren, ohne daß die innerliche Struktur der Lebenssubstanz Eindrücke davontrüge; wenn sonst radiäre Blüten durch den Zug der Schwere zygomorph werden oder sonst offene durch Beschattung kleistogam (Vöchting): dann dürfte man derlei schon völlig epigenetischen Erklärungen allenfalls glauben.

11. Die evolutionistischen Fiktionen (Fortsetzung)

Allein, versagt nicht die Fiktion an diesem Punkte? Befriedigt der Gedanke eigentlich noch, zuerst alle Eigenschaften des lebendigen Leibes in ursprüngliche und unveränderliche Gene rückwärts zu projizieren und hinterher dennoch Variationen der Eigenschaften von diesen Genen unabhängig zu machen? Warum da nicht lieber gleich die Unwandelbarkeit der Gene fallen lassen? eine Unwandelbarkeit, die sich angesichts immer wieder auftretender Mutanten im Tier- und Pflanzenreiche ja doch nicht schrankenlos behaupten läßt? Wenn wir die formbestimmenden Elemente durch die besonderen Zustände ihrer besonderen Plätze im Ei und Keim selber umgeformt dächten? und ihr so gewonnener Charakter charakterisierte dann seinerseits die Gewebe, in denen sie schwimmen? Dann flössen jene fünf künstlichen Erklärungen der Variationen in eine einzige, natürlichere zusammen. Und noch ein weiterer Vorteil springt in die Augen.

Die Serumforschung bekundet, daß in jedem lebendigen Leibe ein gemeinsames spezifisches Element stecken muß. Die Potenz von Teilen eines Keimes, das Ganze hervorzubringen, weist ebendahin. Also konstruieren wir folgendermaßen. Jede Keimzelle enthält zunächst nur eine einzige für die Art bezeichnende Sorte von formbestimmenden kleinsten Teilchen (höchstens daß die leise Verschiedenheit der Ahnenplasmen eine gewisse Mannigfaltigkeit in die Eintönigkeit bringt). Diese Kerne, die gerade wie die Gene

der Mendelschule periodisch in die Länge wachsen und periodisch sich teilen, bieten an ihren Flanken ein unausdenklich reich zusammengesetztes Mosaik von Gelegenheiten zu chemischen Kittungen; je nach den besonderen Einwirkungen der Leibesstellen, wohin die untermikroskopischen Architekturen geraten, bilden sich daher die verschiedensten Seitenketten (erster Ordnung); und diese geben den Zellen, Geweben, Organen ihre Eigentümlichkeit; vertreten mithin die besonderen Gene der früheren Fiktion. In Seitenketten zweiter Ordnung mag dann der Stoffwechsel spielen: die erst würde EHRLICH mit seiner Hypothese meinen.

Unsere Fiktion ist zum ersten Male von BUFFON ahnend skizziert worden; seine unzerstörlichen Lebenselemente, deren Typen für die Typen der Organismen gleichsam kleine Modelle darstellen: was sind sie anderes als eine Vorschattung dessen, was wir meinen? Ähnlich dachte auch GEOFFROY ST-HILAIRE: noch in jedem Blutkörperchen ist ihm die spezifische Form des Tieres enthalten, wie die des Kristalles in der Molekel. Deutlicher sagte dasselbe HERBERT SPENCER; doch auch er vermied nähere Angaben über die Natur der Lebenseinheiten. ADOLF STÖHR war meines Wissens der erste, der die Fiktion im einzelnen ausspann; MAX VERWORN konstruierte dann sein „Biogen“ ganz anders; denn dem Wiener Denker, den WIESNER angeregt hat, schwebt eine Art von Molekularmosaik vor; seine Phantasie arbeitet architektonisch; VERWORN dagegen kommt von PFLÜGERs biochemischen Vorstellungen her; ihm zerfließt die Grenze zwischen der Molekel und der Lebenseinheit. Die Vorzüge beider Konstruktionen habe ICH zu verbinden gesucht; das Mosaik STÖHRs modifiziert; die Unterscheidung zwischen Rumpf und Seitenketten der Biogene, die VERWORN von PFLÜGER und EHRLICH übernommen, meinerseits verwendet, und so die vorläufig neueste evolutionistische Fiktion geformt. Denn GAULEs gleichzeitig erfundene „Biatome“ und „Biomolekeln“ enthalten bereits zu viel vom Lebensrätsel in sich, um als Erklärungen des Lebensrätsels noch recht zu taugen.

In dieser vierten Form wird nun die Evolutionsfiktion völlig unangreifbar. Alle bislang entdeckten oder künftig noch zu entdeckenden Tatsachen, die auf Vorbestimmung der Eigenschaften im Keime deuten, schiebt sie auf den Rumpf, alle, die Einflüsse der Umwelt auf die Entwicklung erraten lassen, auf die wandelbaren Seitenketten der Biogene. So weit „Mosaikarbeit“ beim Erwachsen des Keimes reicht, so weit haben sich die differenzier-

baren Biogene endgültig differenziert; so weit man dagegen „harmonisch-äquipotentielle Systeme" feststellen kann, so weit lassen sie sich noch entdifferenzieren. Zu solcher Entdifferenzierung mag jede Erschütterung des Plasmas führen; so deckt uns die Vorstellung denn all die bunten Erscheinungen der Regeneration. Sie erfolge vom Wundrande aus: dann werden die Biogene und damit die Zellen an der angegriffenen Stelle jugendlich, und der Zustand des embryonalen Wachstums erneuert sich. Oder ein anderes Gewebe als das bei der Ontogenese beteiligte ersetze das verlorene Glied. Dann ist jenes Gewebe (im bekannten Falle WOLFFS die Iris) in der Differenzierung seines Lebensstoffes nicht so weit vorgeschritten wie dieses (bei WOLFF die Cornea) und zur Embryonalisierung bereiter.

Diese Vorstellung deckt alle Fälle der „Metaplasie", über die JOSEF NUSBAUM uns belehrt, und würde noch den Clavellina-Fall DRIESCHS decken, wenn der Experimentator sein Experiment gegen die Einwände SCHAXELS verteidigen könnte. Aber auch die „atavistische Regeneration" (den Namen gab FRAISSE zu einer Beobachtung FRITZ MÜLLERS) findet unter unseren Voraussetzungen ihre Deutung: außerhalb der Eihüllen lassen sich die Lebenselemente nicht mehr so fein differenzieren wie bei der ersten Entwicklung; sie bleiben auf einer tieferen Stufe stehen. Man sieht, die Biogenfiktion gestattet, den (besonders von EUGEN SCHULTZ fein herausgearbeiteten) Begriff der Entdifferenzierung, Verjüngung, Embryonalisierung des Plasmas und damit jede Weise der Neuerzeugung verlorener Leibesteile zwanglos zu deuten.

Aber ganz im allgemeinen: jeder ersinnliche Vorgang bei der Ausbildung eines Organismus muß entweder auf eine Vorbestimmung im Keime zurückweisen — und alsbald bieten sich uns die festen Bauten der Biogenrümpfe zur Erläuterung dar; oder er scheint Neues zu schaffen; dann denken wir an die wachsende Komplizierung der Seitenketten. Die ursprüngliche Natur des Lebensfluidums zeigt den formgebenden Elementen ihre Plätze an; die Bedingungen des Platzes prägen sie dann; und ihre endgültige Prägung gibt wiederum ihrem Platz seine endgültige Beschaffenheit. Da meint nun jemand, ein Faktum spreche für Epigenese; und wir erklären flugs, der Chemismus der Zelle charakterisiere deren Biogene. Ein anderer glaubt wieder, auf Evolution laufe es dennoch schließlich hinaus; und wir erinnern daran, daß der Charakter der Biogene den der Zelle definitiv bestimmt. So

illustriert unsere Fiktion in jedem ersinnlichen Falle jenes beständige Sichablösen evolutionären und epigenetischen Geschehens, das OSKAR HERTWIG (in seiner „Biogenesislehre") und WILHELM ROUX mit Recht fordern. Sie entspricht zugleich den beiden Vererbungshypothesen, die T. HUNT MORGAN als möglich hinstellt, der korpuskularen Lehre und der unbestimmteren Vision regionaler Differenzierung durch regionalen Chemismus. Kurzum: keine erdenkliche Erfahrung der einen oder der anderen Art kann das Bild je widerlegen.

Empfiehlt nun solche Unwiderleglichkeit eine Fiktion? Der Forscher leugnet's vielleicht; denn ein Satz, der sich nicht durch Proben widerlegen läßt, wird auch durch Proben nicht bestätigt; und deshalb gewinnt die Biogenkonstruktion niemals heuristischen Wert. Aber dem Philosophen gefällt sie als klarste Fassung der evolutionistischen Grundfiktion; sie ist ihm ein gutes „Theorem"; denn „Theoreme" nenne ich eben solche notwendigen Ausgestaltungen notwendig aus den Antinomien des Apriori entspringender Fiktionen. Freilich verliert sie diesen Charakter und wird zur wahrscheinlichen oder unwahrscheinlichen Hypothese, sobald jemand auf den Gedanken gerät, die Elemente der lebendigen Substanz mit dem Vergrößerungsglase zu suchen. BRÜCKES „Elementarorganismen", WIESNERS „Plasome", ALTMANNS „Granula", SCHLATERS „Cytoblasten", MÜNDENS „Chthonoblasten", MEVES' und DUESBERGS „Chondriosomen" verhalten sich zu unseren Biogenen wie chemische zu philosophischen Atomen. Dort haben wir vermutete Körperchen, deren Existenz fortschreitende Wissenschaft feststellen und widerlegen könnte; hier ein zu Erklärungszwecken errichtetes Gedankengebäude, das vor jeder mikroskopischen Widerlegung weiter ins Unsichtbare schrumpfen darf und so ewig sicher bleibt.

Allein — ist die Fiktion überhaupt noch evolutionistisch zu nennen? Doch wohl, sofern die normale Vollgestalt des künftigen Individuums durch den Keimsaft und den eigentümlichen Bau seiner Biogenrümpfe bestimmt ist. Wird freilich die Flüssigkeit, in der die Lebensteilchen schwimmen, verändert, so ändert sich zugleich die Struktur; aber ihr Eigenstes erhält doch auch die Variante durch das allein spezifische Form gebende, weil selber spezifisch geformte Element. Die Einflüsse der Umwelt werden also auf den Rang von Entwicklungsbedingungen herabgedrückt; die eigentliche Ursache der Entwicklung schläft im Keimplasma. Und mehr braucht ja der Evolutionismus nicht zu behaupten.

Er schlägt nur alsbald in Epigenetik um, wo dem Biogen seine architektonische Gestaltung geraubt wird, wo es in eine bloße (wenn auch noch so atomreiche) chemische Molekel sich verwandelt. Der gedankliche Unterschied beider Annahmen ist größer, als ein oberflächlicher Blick erfassen mag. Das Biogen ist ein auf den künftigen Organismus, auf ein sinnvoll geordnetes Individuum also, einen Kosmos, zugeschnittenes und gleichsam vorausberechnetes Gebilde, selber mithin ein kosmisches Individuum im Kleinen, ein „Moule intérieur“, wie BUFFON sagte. Noch die höchstkomplizierte Molekel dagegen, selbst die Riesenmolekel PFLÜGERS noch, bleibt ein durch den Zwang chemischer Gesetze ohne Sinn und gestaltendes Ziel gefügtes Ding. Gib die und die Atome, die und die Verhältnisse: so entsteht sie unausweichlich; gib dagegen die nötigen Atome und jede beliebige Bedingung: niemals entstünde ein Biogen anders als durch Wachstum und Teilung eines bereits vorhandenen; so wenig wie bei irgendwelcher Temperatur und Feuchtigkeit aus der gehörigen Anzahl von Bausteinen ein Kirchturm von selber sich erhöbe. Vertausche ich also das präformierende Lebensteilchen mit der Eiweißmolekel (und durchzöge sie kraft ihrer Polymerisation den ganzen Leib), so muß das gestaltende Prinzip von anderswo in die Entwicklung kommen. Und die Epigenetik steht auf dem Plane, die zweite der Entwicklungsfiktionen.

12. Die epigenetischen Fiktionen

Wenn Form nicht irgendwie bereits im Keime steckt, so muß ein übersinnliches Agens sie dem ungeformten Keime während der Entwicklung aufprägen; ein übersinnliches: denn Licht, Wärme, Wasser und dergleichen tut's freilich nicht. Diese äußeren Agentien wechseln ja unberechenbar; sie können also auf geprägte Form niemals abzielen, mögen sie auch an dieser immerhin gelegentlich modeln oder zwischen Alternativen, welche die Anlage ihnen vorhält, wählen (vgl. ROUX und HAECKER). Wollen wir uns aber von einer unstofflichen Bildensmacht eine bestimmtere Vorstellung machen, so müssen wir in unsere Seele greifen; denn Übersinnliches erfahren wir nur im eigenen Erleben. Und da kennen wir einmal den Willen, der Bedürfnisse stillen möchte und dafür den Leib in Bewegung setzt; Bewegung aber stärkt die bewegten Organe; sollte sie gar die werdenden entwickeln können? Doch

für die Ontogenese paßt der voluntaristische Psychovitalismus schlecht; allzu offenbar ist, daß im Ei Augen sich bilden, die kein Strahl trifft, Finger, die nicht greifen, Flügel, die sich nicht spannen. All die Errungenschaften müßten wohl eigentlich in Lebensläufen früherer Generationen gemacht sein (etwa wie LAMARCK sich's dachte); und was wäre dann das gestaltende Prinzip beim Erwachsen des Einzelwesens? Erinnerung offenbar an vergangenes Tun; so wie es schon BUTLER und neuerdings wieder, in Anlehnung an HERING und SEMON, besonders hübsch EUGEN SCHULTZ dargelegt hat. — Aber wie, wenn die organische Bildkraft eher einem Künstler gliche? So mechanikerhaft freilich, wie GEORG ERNST STAHL seine Seele ihr Instrument, den Leib, sich bauen ließ, können wir uns die Sache unmöglich mehr vorstellen; aber ein unbewußter Formtrieb, der den Stoff durchdränge, verteilte, gliederte: BLUMENBACHs „Nisus formativus“ etwa oder GOETHEs schöpferische Idee — damit ließe sich vielleicht arbeiten; und das wäre denn die zweite Fassung der epigenetischen Lehre. Aber sie scheint manchem allzu anthropomorphistisch; im Begriffe eines modelnden Dranges liegt noch ein Mythus versteckt. Entfernen wir den und halten uns von jeder menschlichen Analogie und Figürlichkeit frei. Nur allerdings: ab der Skylla psychologisierender Gleichnisse geraten wir dafür in die Charybde einer Wörter hypostasierenden Ontologie. Die spezifische organische Form, die das Besondere des Lebewesens ausmachte, erheben wir, statt sie zu erklären, zu einem Dingansich, zu einer wirksamen Kraft. Was Form schafft, ist — das formschaffende Etwas. Anderes bedeutete ja ARISTOTELES seine „Entelechie“ nicht; und die beiden modernen Aristoteliker, CASPAR FRIEDRICH WOLFF und HANS DRIESCH, gehen mit ihren modelnden Prinzipien über den Meister nicht hinaus; denn eine gestaltende „intensive Mannigfaltigkeit“ ist eben „gestaltende Gestaltung“; und die „Vis productrix“ oder „matrix essentialis“ des großen Schöpfers moderner Epigenetik steht logisch der „Vis dormitiva“ des Opiums ebenfalls nahe. Ein Unterschied nur ist zwischen den Jüngern und dem Lehrer: der Grieche durfte Vokabeln noch gläubig als Etiketten für höchste Realitäten verehren; „Form“ war dem ein absolutes Sein. Dem Modernen ist solcher Begriffsrealismus nicht mehr erlaubt; dessen Fiktion bedeutet also einen endgültigen Verzicht auf tieferes Verstehen. Aber freilich: resigniert, wie sie ist, bleibt sie nun auch für ewig unangreifbar und teilt diesen Vorzug (oder

Mangel) mit der Biogenlehre. Denn vermenschlichende Gelüste darf man ihr nicht mehr vorwerfen; den unbequemen Fragen nach Bewußt-Unbewußt biegt sie aus; wie Entelechien verschmelzen mögen (im Zeugungsakte) und sich spalten (bei der Geburt wie beim Zerlegen eines niederen Tieres oder einer Pflanze in weiterlebende Teile): darum kümmert man sich aus Grundsatz nicht; das Verhältnis der Gesamtentelechie des Leibes zu etwaigen Organentelechien und das der etwaigen Weltentelechie zur individualen: mag ruhig Geheimnis bleiben. Denn wer sein Prinzip mit Absicht völlig unbestimmt läßt, hat das Recht, auf bestimmende Fragen die Antwort zu weigern.

Oder er geht dennoch einen Schritt weiter. Sei die Entelechie, was sie will: wie sie auf den formlosen Keim wirke, das wenigstens möchte er wissen. Vielleicht, daß sie jedem Punkte desselben ein besonderes Gesetz des Wachstums, einen ihm unverlierbaren Rhythmus der Ausbreitung erteilt; die Melodie aller Punkte zusammen ergibt dann notwendig die Gestalt. Das ist His' Fiktion der organbildenden Keimbezirke. Und sie wäre denn unter den epigenetischen Fiktionen die vierte und letzte? Aber ist sie noch epigenetisch? Offenbar, nein! Der Präformismus ist mit ihr wieder da; jedes Gebiet des Eies erhält sein festes Schicksal im voraus zugeteilt; und so schließt sich der Ring aller möglichen Fiktionen über die Entwicklung.

Man beachte die Verwandtschaften gegensätzlicher Paare in der Runde. Die einen Geister sähen am liebsten schon vor allem Beginne des Werdens das Ganze: die Gesamtform als metaphysische Gewalt — oder leibhaft eingewindelt in den Hüllen des Eies oder des Samens. So stehen die Extreme einander wieder gewissermaßen nahe: die Lehre von der Entelechie und die von der Einschachtelung. Anderseits springt die Ähnlichkeit der Konzeptionen von His und von Weismann ins Auge. Der künstlerische Bildungsdrang aber ersetzt sich leicht durch die plastischen Biogene, die Engramme lebendiger Funktion vielleicht eher durch die eigenschafttragenden Gene der Mendelianer. In beiden Fällen würde ein psychologisches Bild auf eine physiologische Fläche projiziert — und umgekehrt.

13. Entwicklungsmechanik

Unter welchen dieser fiktiven Voraussetzungen ist eine „Entwicklungsmechanik“ in Roux' Sinne möglich?

Ihre Aufgabe soll „die Ermittlung der ganzen Reihe" der „Ursachen jedes organischen Bildungsvorganges" sein; und sie hat folglich nachzuschauen, wie aus unsichtbarer „wahrnehmbare Mannigfaltigkeit" entsteht. Demnach setzt sie für jeden Punkt des Keimes festbestimmte Bewegungsursachen an, wie dies alle Mechanik tun muß („Topographie der Ursachen": ROUX) und zieht deren Zusammenspiel mit den Kräften fremder Systeme in Betracht. Nun wäre das höchste Ideal freilich, jeden Prozeß in Anziehungen und Abstoßungen der letzten Elemente aufzulösen; solche Hoffnung aber bliebe ewig ein leerer Traum. Was an der einzelnen Stelle des werdenden Leibes tatsächlich zu greifen ist, kann immer nur entweder ein chemisches, vielleicht einmal ein elektrisches Geschehen sein — oder eine Beschleunigung oder Hemmung des Wachstums und ein daraus sich ergebender Druck oder Zug der Gewebe aufeinander. Wo Erscheinungen dieser zweiten Art sich besonders lebhaft aufdrängen, wird der Entwicklungsmechaniker gerne HIS' Fiktion benutzen; wo dagegen Wandlungen des Chemismus im Vordergrunde des Bildes stehen, wird ihm die Gen- oder die Biogenlehre bequemer sein. Er beobachte in einer Phase der Entwicklung regelmäßig eine Veränderung, die auf neue Reaktionen schließen läßt, z. B. eine Färbung oder Verholzung. Da interpoliert er denn leicht zwischen die voraufgegangene Formmodulation und die etwa angenommene Fermentwirkung ein erdichtetes Bild: Gene besonderer Art werden in die frischentstandene Sonderumgebung gerissen; oder Biogene werden hier sonderartig differenziert; und darum müssen sie gerade jetzt und gerade hier gerade diese Enzyme abstoßen. Wozu aber soll die scheinbar müßige Fiktion? Was hilft sie dem Forscher? Sie steht ihm ein für den Glauben, daß die Entwicklung, deren Mechanik er untersucht, kein Spiel blinden Zufalls ist, sondern daß jeder Stufe und jedem Moment vorbedeutende Gestalt sinnvoll zugrunde liegt; sie ersetzt mithin die rohere Idee eines überklugen Mechanikers, der das betrachtete Kunstwerk unter vorbedachtsamer Ausnützung der physikalischen und chemischen Kräfte sinnvoll errichtet. Wo äußere Einflüsse zu Reizen der Entwicklung werden, läßt sich die Fiktion der abwandelbaren Biogene gefälliger verwenden als die starrer Gene, wir sahen es bereits; am unbehülflichsten benimmt sich da WEISMANNS Fiktion, deren geschlossenem Idengerüste jeder Eingriff der Umwelt gleichsam die Scharniere zu sprengen droht. Überhaupt aber: je unbedingter eine Fiktion dem starren

Evolutionismus sich verschreibt, um so mehr verliert die Entwicklungsmechanik an brennendem Interesse. Man mache die Probe und denke sich in die alte Einschachtelungslehre hinein; wo nur einfach ein Eingefaltetes sich ausfaltete, gäbe es überhaupt keine rechte Mechanik der Entwicklung mehr; sie würde sich in bloße Phänomenologie verwandeln. Ganz so übel steht es nun zwar mit WEISMANNS Lehre nicht; immerhin aber leugnet sie die Abänderungen des Keimplasmas durch äußere Einflüsse oder beschränkt sie doch aufs Mindestmaß; wo solche offenbar sich darzubieten scheinen, schiebt sie Reserveschätze ihrer vorgebildeten formprägenden Stempel heran; und würde dadurch die entwicklungsmechanischen Experimente, die ja doch alle die Ontogenese von außen her zu beeinflussen trachten, ihres eigentlichen Reizes berauben — eben wenn sie ihr höchstes Ideal erreichten, der Wechselwirkung zwischen Biophoren und Umgebung zuzuschauen. Welche Kräfte trieben gerade dieses Biophor gerade an diese Stelle des Leibes? Einfach: seine Lage im Ei und die Sukzession der Zellteilungen! Welche Wandlungen erleidet es durch unseren Eingriff? Gar keine; es mag verschwinden; dann ist Ersatz entweder schon da oder nicht da! Wie gewann es die Mittel, der Zelle, von der es umhegt wird, ihren Charakter zu schenken? Die hatte es von Anbeginn! Man sieht, grundsätzlich widerstrebt der strenge Präformismus den entwicklungsmechanischen Fragestellungen. Ein Glück nur, daß die Forschung niemals in jene Tiefen dringen wird, wo der innerliche Zwiespalt sich offenbaren müßte.

Denselben widerruflichen Freipaß ins neue Gebiet der Forschung genießen Aristoteliker und Psychovitalisten. Ja! könnte man die Vorgänge beim Erwachsen eines Lebewesens so bis ins Einzelnste hinunter erschauen, wie man dies gerne träumen möchte: dann würden ihre Gedanken jede geschlossene Entwicklungsmechanik zunichte machen. Ein schöpferischer Drang jagt das Werden in unerrechenbare Bahnen! eine regelnde Entelechie tauscht nach eigener Weisheit Energien aus oder suspendiert sonst notwendiges Geschehen! Solche Vorstellungen müßten alle Gewißheiten löschen und zu vagen Wahrscheinlichkeiten erniedrigen. Aber eben: bis zu Gewißheiten, die eine epigenetische Grundfiktion bedrohen könnte, gelangt die Wissenschaft niemals. Die gröberen Tatsachen dagegen, zu denen sie wirklich gelangt, lassen sich schließlich auch so interpretieren, wie DRIESCH oder PAULY

möchten. Kurz und gut: es bleibt dabei, daß Evolutionismus und Epigenetik gleich erlaubte Fiktionen sind; nur wird der Entwicklungsmechaniker, wenn er die Idee seines Forschungszweiges völlig rein sich bewahren möchte, unter den verschiedenen Gestaltungen beider Grundvisionen die drei bevorzugen, die an der Grenze beider stehen: die Gen- oder die Biogenlehre oder auch allenfalls die Lehre von den formbildenden Keimbezirken.

14. Die phylogenetischen Fiktionen

Indem die moderne Biologie den Entwicklungsgedanken von der Ontogenese auf die Stammesgeschichte übertrug, bildete sie eine neue und überaus kühne Grundfiktion aus: das ideale Individuum (am frühesten etwa durch GOETHEs Urpflanze und OKENs tierumfassenden „Menschen" repräsentiert) streckt sein Dasein über ein Planetenleben hinweg. Keimhaft und höchst einfach beginnt es; dann differenziert es sich; das aber heißt, nach HERBERT SPENCERs immer gültiger Definition: es geht aus unbestimmter, unzusammenhängender Gleichartigkeit zu bestimmter zusammenhängender Ungleichartigkeit über; es gliedert sich also in immer mannigfaltigere und zu einheitlicher Wechselwirkung immer enger zusammengeschlossene Organe. Der Grad dieser Differenzierung bestimmt jedem Geschöpf die Stufe seiner Entwicklung. Nun darf man jedoch den Begriff solcher aufsteigenden Entwicklung von der Monere zum Eichbaum, zum Hirschkäfer, zum Menschen nicht mit dem andern der Anpassung der einzelnen Arten an ihre Umwelt verwechseln; sonst entsteht unleidliche Verwirrung und unnötiger Streitlärm. Dieser zweite Begriff nämlich hat gar nichts Fiktives an sich. Drei Tatsachen sind empirisch gewiß. Formen verändern sich gelegentlich, und gelegentlich vererbt sich solche Veränderung. Ferner stehen alle lebendigen Formen bis ins Besonderste zu ihrer besonderen Umgebung in besonderen Beziehungen; und die Aufhebung dieser Besonderheiten würde sie in ihrer besonderen Umgebung minder lebensfähig machen. Endlich gleichen die meisten Gestalten anderen auffällig in denjenigen Eigenschaften, die mit der Besonderheit der Umgebung keinen Zusammenhang vermuten lassen. Aus diesen drei Tatsachen, deren jede leicht prüfbar ist, läßt sich der Schluß ziehen, daß aller Wahrscheinlichkeit nach zahlreiche Arten aus gemeinsamen Ursprüngen hervorgegangen sind; die Mutterform hat sich dann verschiedenen Ein-

flüssen „angepaßt“ und so die heutigen Tochterformen erzeugt. All das spielt innerhalb des sinnlich greifbaren, beobachtbaren Kosmos unserer Biologie; daß ein hypothetisches Element in der Behauptung stecken bleibt, liegt nur an der zeitlichen Ferne der entscheidenden Ereignisse. Und so sind auch die Antworten auf die Frage, wie diese Angepaßtheit zustande gekommen sein könnte, insbesondere die DARWINS und die LAMARCKS, Hypothesen, nicht Fiktionen. Probe: man denke sich einen über Jahrtausende lebenden Forscher; der könnte das Problem allenfalls experimentell entscheiden; oder man denke sich auch nur, was keinesfalls undenkbar ist, die Erblichkeit somatogener Varianten endgültig bewiesen oder widerlegt; so gestattete das Ergebnis einen leidlich sicheren Schluß zugunsten der einen oder der anderen Erklärung der Anpassung. Aber freilich: nichts als die Anpassungen allein dürfen LAMARCK und DARWIN erklären wollen; sobald sie die allgemeine Voraussetzung dieser Anpassungen, die Möglichkeit nämlich der Veränderung lebendiger Wesen überhaupt, oder sobald sie gar die Entwicklung nach oben erklären möchten, geraten sie notgedrungen ins Fiktive. Denn jener biologische Dämon nehme ein Huhn; er binde ihm die Flügel und jage es unablässig umher; er stelle fest, daß allmählich die Beine kräftiger werden und die Flügelmuskeln atrophieren; er zeige, daß beide Eigenschaften sich vererben; daß sie sich bei fortgesetzter entsprechender Behandlung in der hunderttausendsten Generation bis zur Flügelverkümmerung und Schenkelverdickung eines trappenähnlichen Vogels steigern: so hat er bewiesen, daß LAMARCK die Anpassung richtig deutet. Oder aber, er scheitere mit seinem Bemühen. Ein anderer Überbiologe dagegen bemerke in seinem Hühnerhofe einige Exemplare, die „zufällig“ etwas kürzere Fittige und vielleicht zugleich etwas ausgebildetere Beine haben als die übrigen, er paare sie gesondert und setze die Zuchtwahl methodisch fort; hat er nach hunderttausend Zeugungen günstigere Resultate erzielt als sein Kollege, dann siegt DARWIN. Soweit blieb's Entscheidung durch Erfahrung. Nun jedoch sollen beide Herren auf den Einfall geraten, auch entscheiden zu wollen, welches die eigentliche Ursache der ersten und aller folgenden Veränderungen sei. „Zufall“ ist keine Erklärung und „Funktion“ zunächst ein Wort. Daß sie trophisch wirkt, wird als Faktum zugestanden. Aber wie sie's macht? Das bleibt die Frage. Alsbald sehen sich beide Gegner genötigt, auf eine jener Fiktionen über die Ontogenese zurückzugreifen. Die

Biogene wurden durch Änderung des Chemismus umgestaltet; oder die Entelechie paßte sich neuen Lagen an; oder ein Wille zu rennen statt zu fliegen hemmte hier, mehrte dort das Wachstum. Zwischen diesen Alternativen entschiede kein Experiment, auch nicht das eines Gottes; denn was die Sinne, was sogar ein Übermikroskop irgend erspähen könnte, ließe sich immer so oder so interpretieren. — Und vollends, wo es sich um das Erklimmen einer höheren Stufe der Differenzierung handelt: wie sollte da von Wahrscheinlichkeit je die Rede sein können? Eine Chorda beginne sich im Wurm oder in der Salpe zu bilden; ein geschärftes Auge sähe Zelle um Zelle dem neuen Organe sich angliedern; und mit der Zunahme des Organes nehme zugleich seine Tätigkeit zu. Aber war nun Drang zur Tätigkeit das Allererste und trieb das Kommende hervor? oder war der Beginn des Wachstums zuerst und erregte die beginnende Tätigkeit? Hier fällt die Antwort jenseits aller Sicht- und Tastbarkeit, in ein überempirisches Reich; es handelt sich also um keine Hypothesen mehr, sondern grundsätzlich und für ewig um Fiktionen.

Sie werden sich naturgemäß an die über individuelle Entwicklung lehnen. Der Präformist, der die spezifische Form aus dem Bau seiner Biogene hervorgehen läßt, wird jedem monerischen Ahnengeschöpf solche Biogene zuschreiben, daß sie sich eignen, unter vorbestimmten Verhältnissen in vorbestimmter Weise sich zu komplizieren; dann springt das Wesen jedesmal durch „heterogone Zeugung“ (Kölliker, auch v. Baer) um eine Staffel der Evolution empor. Diejenigen unter den Urtieren, von denen Menschen abstammen sollten, waren gleichsam hominine Larven; sie erstiegen über ein Polypen-, ein Wurm-, ein Fisch-, ein Lurchstadium die Mammalierhöhe. Entsprechende Larven von Affen, Löwen, Krokodilen so gut wie von Palmen, Buchen, Orchideen wimmelten durchs Urgewässer; der Ablauf der zur Metamorphose erforderlichen Weltperioden trieb allmählich Endform nach Endform hervor. Je mehr nun die Biogene zweier Ahnentiere einander glichen, desto vergleichbarer geriet die ganze Entwicklung; und das spiegelt sich noch in der Ontogenese. Man denke sich nämlich gewisse Kernstücke jedes Biogenrumpfes in ihrem ursprünglichsten Bau erhalten, nur von den verschiedenen Anbauten aller einzelnen Perioden der Differenzierung überwachsen; dann versteht man, daß innerhalb der Eier und embryonalen Hüllen jene ältesten Teile der Biogenrumpf-Bildungen vortreten, die

später unter dem Einfluß der jüngeren Ansätze wieder verschwinden; daß der Säugetierembryo zu einer gewissen Zeit wieder etwas wie Kiemenbogen, der Walfischembryo Ansätze zu Zähnen zeigt; daß die Quappe der Frösche in Gestalt geschwänzter Vorfahren umherschwimmt; und die weiteren Tatsachen, die das „biogenetische Grundgesetz“ FRITZ MÜLLERS und ERNST HAECKELS stützen. In präformistischer Fassung lautet es mithin so: Das Keimplasma wandelt sich im Rhythmus der Jahrmillionen sinnvoll ab; doch seine Restelemente, die von der Wandlung verschont blieben, spiegeln sich noch heute im embryonalen Wachstum. (Eine ähnliche Auffassung dämmert schon bei ERASMUS DARWIN; neuerdings taucht sie z. B. bei F. KEIBEL und H. MIEHE auf.) So modifiziert sich die präformistische Fiktion; was bei der Entwicklung des Einzelgeschöpfes evolutionistische Biogenesislehre sich nannte, heißt nun Lehre von der „Orthogenesis“. Wer dagegen als Epigenetiker den Drang zur Betätigung als Vater des Werdens proklamierte, wird ihn auch die Entwicklung der Stämme emporjagen lassen; so gewendet, verwandelt sich LAMARCKS Hypothese in eine psychovitalistische Fiktion. Oder es bemühte jemand drüben einen formenden Willen, eine schöpferische Entelechie; keines der Agentien braucht hüben zu versagen. Irgend ein Streben nach Fortschritt, nach feinerer Differenzierung, nach Vollkommenheit wird man dann in das schaffende Prinzip legen — etwa wie KARL ERNST VON BAER sich's malte. Wie aber wird von diesen Standpunkten aus das biogenetische Grundprinzip sich darstellen? Ist tätiger Trieb erwachsener Lebewesen der Anlaß zur Entstehung höherer Organisation, dann wird die ontogenetische Formenreihe ein Album der Erinnerung; überwundene Endgestalten werden zu Larven; und unser Gesetz nimmt die Fassung an, die ihm zuerst MÜLLER, BUTLER, VIGNOLI verliehen. — Dringt dagegen gestaltender Künstlerwille zu gesteigerter Erscheinung empor: dann wird er an beliebigen Stellen des embryonalen Wachstums eingreifen — an beliebigen; wiewohl die Erfahrung Fingerzeige dafür gibt, daß er die späten Phasen bevorzugt; und nun vererbt sich Zeitpunkt wie Art des Eingriffs; wenn für das Werden der Individuen örtlich bestimmte Melodien des Wachstums, die fest vererbt werden, entscheiden sollten, so ergibt sich leicht dieser dritte Text des sogenannten Grundprinzips, der einst von BAER aufgestellt wurde und heute beliebt ist (vgl. z. B. OSKAR HERTWIG): Die embryonalen Stadien höherer Geschöpfe entsprechen den embryo-

nalen Stadien der überwundenen Ahnen, nur daß die späteren Formenserien reicher und reicher ausfallen.

Man sieht wohl: wir stehen an einem der nicht gerade zahlreichen Wegkreuze, wo die philosophische Erkenntniskritik der Forschung ihren Pfad zeigen kann. Die Naturwissenschaft hätte sich wirklich allerlei Irrgänge sparen können, wenn sie von Anbeginn klar erkannt hätte: Das Emporklimmen der Typen vom Urtier zum Vertebraten, von der Alge zur Blütenpflanze hat mit der auf jeder einzelnen Staffel millionenfach sich erneuernden Anpassung an besondere Lebensbedingungen logisch nicht das Allermindeste zu schaffen; diese Anpassung dürfen wir als eine mehr oder weniger gewisse Tatsache nehmen, über deren Bedingungen man Hypothesen aufstellen mag; unter ihnen sind bisher zwei bemerkenswert; die DARWINS und die LAMARCKS. Dagegen bleibt die Zusammenfassung unzähliger Schritte zu höherer Differenzierung, die sich auf Jahrmillionen verteilen, mittels des Begriffs der Entwicklung — der ja eigentlich nur auf Individuen zugeschnitten war — eine empirischer Feststellung für immer entrückte gedankenleitende Idee. Bliebe das sogar für den Überbiologen, der sämtliche „Stammbäume“ in seine Tabellen getreulich einzutragen vermöchte. Und dem entspricht, daß Erklärungen dieses planmäßigen Aufstiegs Fiktionen sein müssen. Da sie nun aus jener ersten Antinomie entspringen, dürfen's bloß zwei sein, die einander immer wieder entgegentreten werden, ohne einander je zu überwinden: die präformistische eben der Orthogenesis und die epigenetische des schaffenden Willens zur Funktion oder zur Gestalt, wofür der Ausdruck „Entelechie“ ein bleiches Wortgebilde setzt. Wer also hier Fiktion und Hypothese durcheinanderquirlt, die Selektionshypothese etwa zur Erklärung für die Aufhöhungen eines Typs mißbraucht, oder umgekehrt deswegen bekämpft, weil sie diesem Zwecke nicht dienen kann: der mahlt Brot aus Wind. Und wie viele sonst weidliche Biologen sind solche Müller!

Jede der beiden Grundfiktionen aber bildet sich über den Beginn des Lebens ihr eigenes Theorem. Wer an Urzeugung glaubt, muß Epigenetiker sein und damit entelechiale Mächte bejahen; denn bloße Chemismen können kein Reich organischer Gestalt erbauen; entstand das Leben je, so entstand es durch den Eingriff übersinnlicher Gewalt. Wer dagegen folgerichtiger Evolutionist sein will, also bereits in der Amöbe des Urmeeres den künftigen Karpfen und den künftigen Gorilla, die Rose wie den

Königsfarn erschaut, der hat die Ewigkeit architektonisch gestalteter Biogenrümpfe zu lehren; sie könnten ja zwischen Weltuntergängen und Weltgeburten in Intermundien stäuben; selber nicht lebendig, nur maschinelle Mittel, Leben zu erzeugen, bedürfen sie zum bloßen Zusammenhalt keiner nährenden Umgebung und taugen somit für die Übertragung von Planeten zu Planeten weit besser als THOMSONS, RICHTERS, ARRHENIUS' lebendige Keime.

Die fiktive Natur beider Anschauungen zeigt eine einfache Überlegung. Ließe jemand aus künstlich aufgebautem Eiweiß lebendige Bazillen in der Retorte hervorgehen: so würde der Präformist immer noch behaupten dürfen, es wären dem neuen Wagner ein paar Biogenrümpfe als Reste zerfallener Mikroorganismen ins Präparat geraten; da die Biogene nach unserer Voraussetzung stets unter der Grenze erdenklicher Sichtbarkeit bleiben, ließe sich gegen den Einwand niemals etwas Entscheidendes sagen. Und bewiese jemand umgekehrt definitiv, daß im Laboratorium nun und nimmer Urzeugung vorkommen kann, so dürfte der Epigenetiker jederzeit erwidern, der gestaltende Wille binde sich an die entscheidungsträchtigen Weltmomente und lasse sich durch künstliche Kombinationen des Menschenwitzes nicht zum Handeln verlocken. Diesen Sinn hat es doch im Grunde, wenn ein Denker wie KARL ERNST VON BAER davon schwärmt, daß in vergangenen Weltperioden viel gewaltigere Bildungskräfte als heute am Werke gewesen wären, die jetzt Unmögliches möglich gemacht hätten; eine andere Energetik als die der Gegenwart stellt er sich ja schwerlich vor; aber die Entelechie, die nun ans irdische Ziel gelangt ist, hatte damals ihren schöpferischen Morgen.

15. Der Zweckbegriff in der Biologie

Die Verrichtungen nun der Lebewesen — wollen wir die ädaquat beschreiben, so geraten wir aus einer Verlegenheit in die andere. Die in jeder Bewegung, jeder Zellteilung, jeder Regulation zu Tage tretende Typovergenz hat für unser verstehendes Nacherleben nur ein einziges Vorbild: unser eigenes auf bewußte Zwecke bewußt gerichtetes Wollen. Anderseits aber ist uns klar: weder den Organismen noch etwa ihren kleinsten Teilen dürfen wir so etwas zuschreiben, ohne kindisch zu anthropomorphosieren. Den ganzen Organismen nicht: denn nicht einmal wir schöpfung-

krönende Menschen regeln durch helle Einsicht die Tätigkeit unserer Adern, Drüsen, Eingeweide; noch weniger könnten wir dergleichen niederen Tieren oder gar Pflanzen zutrauen. Und einzelnen Geweben, Zellen, Zellelementen sollten wir zweckbewußte Aktion andichten? Die müßten ja nicht nur über ihre eigenen Zustände, sondern obendrein über die ihrer Nachbarorgane unterrichtet sein. Müßten Meister sein in Physiologie, Anatomie, Chemie; ja, in Botanik und Zoologie noch dazu, wo sichs um Abwehr von Spaltpilzen und Trichinen handelt. Und das alles wäre doch Unsinn, haarsträubender. Also bleibt es dabei: wir kennen Zwecke nur da, wo die klarschauende Vorstellung gestillter Bedürfnisse die klarschauende Vorstellung verschiedener Mittel herbeiziehen und alsdann die Wahl zwischen diesen eintreten kann. Dem Lebensstoff aber dürfen wir weder Vorstellungen von Befriedigung noch Suchen nach Mitteln noch Klarblick der Wahl zuschreiben; und dennoch bewegt er sich so, „als ob" ihm ein bestimmter Zweck — die Erhaltung nämlich und Ausgestaltung der spezifischen Form — immerfort deutlich vorschwebte. Darzustellen sind die vitalen Vorgänge demnach nur mittels des in sich widersinnigen Begriffes einer unbezweckten Zweckhaftigkeit. Oder wie drücken wir das Gemeinte besser aus? Weder die „Zielstrebigkeit" Karl Ernsts von Baer noch das hellsichtige „Unbewußte" Eduards von Hartmann hilft uns zu klarerer Durchdringung der Paradoxie. Genug, unser zweckesetzendes Ich sei uns Musterbild und Schema für das Ichfremde da draußen. Ist das nun ein echt apriorisches Postulat, oder sollen wir's eine bloße Fiktion nennen?

Die Sache läßt sich auch noch anders fassen. Daß im Menschenleben ein Zweck Ursache des Handelns werden kann, ist ja selbstverständlich; nicht das Morgen verursacht da das Heute; sondern die heutige Vorstellung vom Morgen setzt psychische Reigen in Bewegung. Wenn nun aber solch eine Vorstellung nicht angenommen werden darf: könnte auch dann ein nunmehr in reiner Zukunft schwebendes Ziel Gegenwart beeinflussen? Ist m. a. W. der alte Begriff der „Causa finalis" („Zweckursache"), so widersinnig er vor dem Tribunal unserer Logik dasteht, dennoch unentbehrlich zur Beschreibung des vitalen Geschehens? Und wenn er wirklich der Biologie zugrunde liegt: gehört er damit schon zum eigentlichen Apriori unseres Denkens? Oder fassen wir ihn vielmehr als unentbehrliche Hilfsfiktion (wie etwa das moderne Arith-

methik begründende Prinzip, alle Rechenoperationen zu verabsolutieren, das die imaginären Zahlen hervortreibt)?

Wenn das echte Apriori einerseits als Bedingung alles menschlichen Denkens charakterisiert ist, anderseits durch die Unvermeidlichkeit sich kundgibt, mit der seine Forderungen aus unserer geistigen Konstitution quellen: so ist die unserem Intellekt widerstrebende und nur für die Beschreibung einer besonderen Gruppe von Tatsachen bequeme Idee eines verursachenden Telos, einer Zweckmäßigkeit ohne bewußten Zwecksetzer zweifellos fiktiv; dazu empirisch gefärbt; denn die vage Analogie, nach der sie gebildet ist, findet sich in Seelenerlebnissen unserer gemeinen Erfahrung. Und niemand vergleiche sie deswegen mit den Kategorien der Substanz-Ursache und der Individualität! Denn die entstammen dem allsekundlichen Erleben, in dem unser Sein und Denken schwimmt und das von da seine Macht saugt, als allsekundliche Anthropomorphose auf die Umwelt sich zu übertragen. Zielstrebige Handlungen dagegen sind gelegentliche, nur besonderen Zuständen angemessene Einzelvorgänge im geliebten Ich; die konnte bloß eine naiv mythenbildende oder künstlich erklärende Phantasie in ein vernunftloses Draußen schieben. Der durch solche Gleichnisbildung geschmiedete Begriff ist so weit entfernt, menschlichem Denken Bedingung zu sein, daß er vielmehr selber ins menschliche Denken einzugehen sich sperrt; nur widerwillig benutzt es ihn als Mittel, gewisse Erfahrungen darzustellen, die ohne ihn fremd und feindlich bleiben würden. Die „Urteilskraft" braucht ihn, um über die Natur zu reflektieren, wie KANT in seiner scholastischen Sprache sich ausdrückt (Kr. d. U., Einl. IV, V; Teil II, § 75). Eine Fiktion also, und zwar von der Klasse der „kategorialen", als welche einzelnen Zweigen der Wissenschaft ihr Begriffsgefüge liefern.

In seiner Anwendung aber auf die Tatsachen der Biologie verläuft sich das Zweckprinzip alsbald in eine Antinomie. Menschliche Zwecke nämlich werden teils durch Einrichtungen erreicht, welche, ein für allemal geschaffen, vermöge ihres sinnvollen Baues das Gewünschte in automatischem Spiele herbeiführen; teils durch lebendige Entschlüsse des Augenblickes, die Mittel zum Ziele mustern und das geeignetste wählen. Danach nun denken wir die Natur entweder von vornherein planmäßig so geordnet, daß einsinnige Notwendigkeit zu planmäßigen Erfolgen führen muß; sie wird uns dann gleichsam zur Maschine ohne Ingenieur (wie KANT es in seiner „Kritik der Urteilskraft" so scharf deduziert hat — vgl.

bes. §§ 65, 75, 77). Oder wir schreiben ihr ein unerklärliches Gegenbild unseres bewußt wählenden Willens zu. Die Alternative steht mithin zwischen zwei Fiktionen: der maschinalen und der voluntaristischen.

In seinem vortrefflichen Buche vom Zweck leugnet RUDOLF EISLER die Notwendigkeit dieses Entweder-Oder. „Ist man", so schreibt er (S. 18) „wie J. SCHULTZ Anhänger des psychophysischen Parallelismus und Panpsychist, so kann man gegen die Annahme von Strebungen, also immanenten Zielrichtungen, als Innensein des Kausalzusammenhanges und Mechanismus selbst, also nicht als Ursachen des physischen Geschehens, eigentlich doch nichts einzuwenden haben". Vielleicht nichts; da ich nämlich mit EISLER in fast allen Dingen mich ganz einig fühle, vermute ich fast, bei diesem einen Streitpunkte dürfte sich's um ein gegenseitiges Mißverstehen handeln; ich will also versuchen, diese Möglichkeit säuberlich aus dem Wege zu räumen.

Der Umstand zunächst braucht uns nicht zu trennen, daß EISLER die Aktivität des Willens zur einzigen Form psychischer Ursächlichkeit macht. Das Wesen der Kraft, die Seelenzustände ruft und abruft, lasse ich dahingestellt. Wäre sie aber selbst Willenstätigkeit des Ich, so müßte sie dennoch scharf von jenen besonderen Erlebnissen getrennt werden, die wir sonst Willensakte oder Strebungen nennen; denn die selber wechseln ja untereinander und mit passiveren Lagen des Gemüts; werden also nach der Voraussetzung so gut wie Vorstellungen, Gedanken, Affekte von jener Alles dirigierenden Aktivität herbeigeführt und verhalten sich zu ihr etwa wie der Fall eines Körpers zur Schwerkraft. Zwingt nun aber die Notwendigkeit, mit der die beherrschende Aktivität in unsrer Seele waltet, so streng wie die mechanische, die das parallellaufende Leibesleben regiert — und das betont EISLER wieder und wieder —: so kann auch solch eine Darstellung der seelischen Kausalität, als bestände sie in Willenstätigkeit, für sich allein die Typovergenz im Lebendigen noch nicht erklären. Soll vielmehr ein bedeutungsvolles System notwendig aus einem früheren hervorgehen, so muß dieses schon eine bedeutungsvolle Ordnung dargestellt haben; einerlei ob es als körperliches oder als geistiges System gedacht ist. Und in der Tat sind bei EISLER alle psychischen Konstellationen „gegliederte, organisierte Einheiten". Nun, da halten wir, um einen zweiten Schluß zu ziehen. Sollte EISLER dennoch seine Zielstrebigkeit nicht als Form

psychischer Verursachung überhaupt, sondern als wesentlichen Inhalt des Seelenlebens sich denken, so würde er hier die Erklärungsgründe für die Symphonik im lebendigen Sein und Geschehen doppeln. Denn jene „gegliederte, organisierte Einheit“ des jetzigen Augenblicks garantiert ihm ja bereits (gerade wie mir) die einheitliche Gliederung und Organisierung des nächsten; das Form verheißende Prinzip besteht ihm also (wie mir) in der Architektur des Seelenmomentes; so bedarf es nicht noch eines zweiten, das die Beschaffenheit der einzelnen Bausteine benutzte. Was die einzelnen Bestandteile des Psychismus eigentlich sind, ob eher Empfindungen oder Willenselemente (s. § 18, 19): das bleibt nunmehr nach der einmal zugestandenen Prämisse ganz gleichgültig; auf das geregelte Zusammen der Bestandteile kommt es allein noch an. Und das scheint mir Eisler auch in der Tat zu meinen. Die „immanenten Zielrichtungen“, die ihm das „Innensein des Kausalzusammenhanges und Mechanismus selbst“ darstellen, offenbaren sich demnach in der ewig wechselnden, aber ewig bedeutsamen Struktur derjenigen psychischen Zusammenhänge, die dem Bilde der lebendigen Gestaltungen entsprechen. Hier ziehe ich nur den Ausdruck „Sinn“ dem Ausdruck „Zielrichtung“ vor. Und wir wären einer Meinung?

Wenn nämlich eine Zielstrebigkeit als solche den Sinn der Organismen verantworten soll, so muß sie ja wohl auch fähig sein zwischen verschiedenen Möglichkeiten, die das belebte Material ihr anbietet, intelligent zu wählen; sie muß m. a. W. dennoch „Ursache physischen Geschehens“ werden dürfen. Dann aber zerbricht offenbar die Kette der mechanischen Ursächlichkeit.

Kurzum: will ich eine sinnvolle Anordnung ausreichend begründen, so muß ich sie entweder auf eine vorangegangene sinnvolle Anordnung zurückführen — und diese wieder auf eine vorangegangene — und so fort, bis in alle Ewigkeit hinunter! — Dann aber bedarf ich keiner besonderen Zielstrebigkeit innerhalb des geistigen Systems. Oder ich muß der sinnvollen Konstellation sinnfremde Ordnungslosigkeit voraufschicken. In diesem Falle habe ich ein zielstrebiges Wollen nötig, das Ordnung erschaffe; es verlangt aber alsbald auch die Vollmacht, die Kette der mechanischen Kausalitäten zu zerreißen. Beide Ideen jedoch zu vereinigen, brächte uns augenscheinlich einen ungefälligen Überschuß an Erklärungsgründen.

16. Die Maschinenfiktionen

Die Maschinenfiktion hat eine primitive, unmögliche und eine späte, für immer unwiderlegbare Fassung. Jene finden wir zuerst bei CARTESIUS: dem sind die Organismen in ihrer Ganzheit Maschinen. Ihre Selbsterhaltung im Sturme des Stoffwechsels geschieht kraft der Anordnung ihrer Teile, die den Begriff der „Anima vegetativa“ ersetzt. Aber auch den der „Anima sensitiva“; denn sie sind so gebaut, daß sie auf Reize hin wie Automaten sich bewegen. Dieser Gedanke mußte im Heroenzeitalter der Mechanik zu näherer Ausführung locken; sind denn die Knochen nicht wirklich wie Hebel, die Muskeln nicht wie Bänder? Besonders Muskelkontraktion und Blutumlauf wurden mit Vorliebe maschinell erklärt; selbst Ansätze zu chemischen Muskeltheorien finden sich schon, z. B. bei JOHANNES ALPHONS BORELLI. Und noch heute sind die Cartesianer nicht ganz ausgestorben; ein Forscher vom Range LOEBS erklärt das Lebewesen ohne Bedenken für eine „chemische Maschine“.

Aber geht das so an? Die Anpassungen und Regulationen verbieten es. Eine Lokomotive, die automatisch ins Wasser führe, wenn man sie überheizt, und verbogene Schrauben von sich aus zurechtkrümmte? Ein Organismus kann keine Maschine sein.

So bleibt die andere Möglichkeit mechanistischer Fiktion. Die Elemente des Lebendigen, selber unlebendig, sind Maschinen, bestimmt, durch ihr Zusammenspiel die Lebensphänomene hervorzubringen. Sie bieten, beliebig subtil gebaut, durch ein vorgebildetes Mosaik von Molekelsystemen vorberechneten Affinitäten Gelegenheit zur Wirkung und erzeugen so, ohne selbst zu assimilieren, die auswählende Assimilation der ihnen übergeordneten lebendigen Zellbestandteile. Wenn für die vorberechnete eine neue Affinität substituiert wird (was ja auch im Anorganischen vorkommt), so gewöhnt sich der Organismus an neue Nahrung. Zwingt Veränderung des Chemismus an einer Leibesstelle zur Entlassung von Fermenten, die als Seitenketten der untermikroskopischen Gerüste gedacht werden, so können sie anderswo Reaktionen fördern oder hemmen und damit einen Teil der organischen Regulationen in Gang setzen; andere erklären sich durch den trophischen Einfluß adäquater Reize auf die Lebenssubstanz (vgl. WILH. ROUX); und diesen wieder kann man dadurch zustandekommen lassen, daß der Reiz erstarrtes Gefilz von Seitenketten der unterlebendigen Ge-

bilde zerstört und die Rümpfe so beweglicher macht; die wachsen und mehren sich dann energischer. — Reize, die in dieser Art die unlebendigen Bestandteile des Lebenden aufbauen, mögen sie in ihre eigene Richtung stellen und anziehen; zersetzende Reize umgekehrt richten sie quer und stoßen sie ab; einen Plan für solchen Mechanismus habe ich in meiner „Maschinentheorie des Lebens“ ausführlich entwickelt; und aus diesen Tropismen der nicht lebenden Maschinchen ergeben sich dann leicht die Reizbewegungen der lebenden Übermaschine; von hier aus aber fällt wieder Licht auf unzählige Anpassungen der Tiere und Pflanzen an die Reize der Umwelt.

Offenbar: die Maschinen der zweiten Maschinenfiktion fallen mit den Biogenen der Evolutionslehre zusammen. Jetzt unterscheiden sich die Organismen, ganz wie sie müssen, aufs schärfste von allen Maschinen der Technik. Diese haben wohl sinnvolle Gliederung; aber ihre Glieder sind in sich homogene Stangen, Bänder, Räder; die maschinelle Einrichtung des Ganzen ruht auf amorpher Grundstruktur. Dort dagegen haben wir maschinelle Grundstruktur; und damit verliert das Ganze den maschinellen und gewinnt dafür den organischen Charakter.

17. Die vitalistischen Fiktionen

Verwerfe ich die Maschinenfiktion, so muß ich, um die Lebensvorgänge zu beschreiben, ein übersinnliches Agens fingieren, das sie in Gang bringt und erhält. Da habe ich nun die Wahl. Entweder ich verzichte auf jede Verdeutlichung und erkläre: was die eigentümlichen Funktionen der Organismen anregt, das ist ein eigentümliches X, welches geeignet ist, Funktionen von Organismen anzuregen. Ich taufe es „Lebenskraft“ und glaube vielleicht damit etwas gesagt zu haben; der Begriff in seiner völligen Leere entspricht jenem der „Entelechie“, die als formbildendes Prinzip Form bildet. Nur daß der Name viel schlechter gewählt ist. Denn er verleitet zu der Meinung, es handle sich um ein Analogon der übrigen Naturkräfte; und davon kann ja gar keine Rede sein. Schwere, Affinität, elektrische, magnetische, strahlende Kräfte wirken von Punkt zu Punkt in vorgeschriebenen Linien und mit quantitativ bestimmbaren Stärken; die Formel mg ist ein für allemal ihr Maß. Die sogenannte Lebenskraft dagegen soll, alle richtigbenannten „Kräfte“ benutzend, die mannigfaltigsten Be-

wegungen verknüpfen und zu vorgeschriebenen Zielen leiten. Dächte jemand so unklar, sie um des Namens willen für eine Kraft wie andere zu halten, so träfe ihn LOTZEs höhnische Frage: ob er etwa auch die Gesamtheit der Entladungen, Stöße, Hiebe, Märsche während eines Gefechtes einer „Schlachtenkraft" zuzuschreiben gedenke? Also meidet man besser den törichten Ausdruck, der (nach RÁDL) in der zweiten Hälfte des achtzehnten Jahrhunderts aufgekommen sein muß; lieber sage man doch mit PARACELSUS und HELMONT: „Archeus" oder mit DRIESCH abermals: „Entelechie"; und sei sich darüber klar, daß man eigentlich nur eine Negation fingiert: es gibt fürs Leben keine mechanische Erklärung.

Will man hingegen ausmalen, so bleiben die den beiden epigenetischen entsprechenden Fiktionen immer frei. Denn wir waren uns ja einig: Typovergenz ist, was Leben zum Leben macht; Stoffwechsel, Ausscheidung, Reizbarkeit wird zum wahrhaft vitalen Vorgang nur, wo sie im Kleinsten Form herstellt, erneuert, bewahrt. Mit Recht haben darum auch schon CASPAR FRIEDRICH WOLFF und JOH. FRIEDRICH BLUMENBACH die Ernährung der Keimesentwicklung gleichgestellt und der plastischen Urkraft oder dem Formentriebe zugeschrieben. Ähnlich aber meint es im Grunde auch DRIESCH, wenn er die Formerin Entelechie als tätiges „Psychoid" darstellt. Andere, die hinter den Lebensvorgängen ein Seelisches finden, drehen den Gedanken um: nicht alle vitalen Vorgänge sind Gestaltung, sondern die Gestaltung ist eine der vitalen Funktionen. Das Psychoid wird ihnen gelegentlich zur Entelechie. Derselbe Wille, der die Glieder bewegt und die Säfte kreisen macht, modelt auch den Embryo; die glaubhaftesten Ammengeschichten vom „Versehen" der Mütter beweisen's! In diesem Sinne fingierte STAHL, daß die Seele das Leben beherrsche; und die modernen Psychovitalisten lenken in seine Gedankenbahnen ein.

Dagegen wäre nichts zu sagen, so lange sie über Zweierlei klar sind. Erstens, daß sie fingieren. Sobald sie nämlich behaupten, über Tatsächliches Aussagen zu machen, werden sie gezwungen, sich näher darüber zu äußern, wie sie den organisierenden Willen wirken lassen wollen. Bewußt? Aber woher könnte er wissen, was er doch wissen müßte, um an Scheidewegen sich zu entschließen? Unbewußt? Aber wie macht er's dann, um sicherer als das blinde Ungefähr sein Ziel zu treffen? Durch Hellsicht?

also in einem dem somnambulen vergleichbaren Zustand? Aber dann erfährt er ja dennoch wieder auf menschenhafte Art — und wär's auch bloß im Unterbewußtsein. Soll in jeder Pflanzenzelle eine Seherin von Prevorst stecken, warum dann nicht gleich auch ein überlegender Medikus Justinus Kerner? Aus all diesen Schwierigkeiten wickelt sich heraus, wer ehrlich bekennt: ich fingiere! ich stelle die Lebenserscheinungen so dar, „als ob“ eine vorausschauende Seele sie wollend lenkte; und verzichte grundsätzlich auf jede Aussage über Wahr oder Unwahr meines Prinzips.

Das Zweite, was die Vitalisten wissen müßten, ist dies: daß ihre Fiktion in den kausalen Zusammenhang der Naturvorgänge Löcher reißt. Die meisten leugnen's zwar hartnäckig; aber die Leugnung zeugt nur von der Unschärfe ihrer Logik. Das läßt sich leicht beweisen.

Denn es arbeite eine Entelechie (brauchen wir den bequemen Ausdruck einmal gemeinsam für den Willen zur Form und den zur Funktion) mit der in einem Moment gegebenen Konstitution des lebendigen Plasmas zusammen, um die Konstitution desselben Plasmas für den nächsten Moment zu bestimmen; da verändert sich dann eine geordnete extensive Mannigfaltigkeit einerseits nach den in ihr selber steckenden mechanischen, anderseits nach den Notwendigkeiten, die einer geordneten intensiven Mannigfaltigkeit andere, sagen wir psychologische Gesetze vorschreiben. Dann sind zwei Fälle denkbar. Entweder ist die Entelechie blind; sie schlägt aber zu dem geforderten Ziele den richtigen Weg ein, weil sie auf dieses Ziel hin von vornherein eingestellt, gleichsam darauf dressiert ist. Alsbald läßt sich das übersinnliche Uhrwerk durch ein sinnliches symbolisieren; jeder Tendenz der Entelechie koordiniere ich in einer ersonnenen Räumlichkeit eine Kraftlinie, jeder notwendigen Absichtänderung eine notwendige Ortsänderung, jedem psychologischen Zwange eine physikalische Bewegungsursache; und indem ich diese Projektion der intensiven Mannigfaltigkeit dann gleich in die Struktur des Lebensstoffes werfe, kehre ich zur Maschinenfiktion zurück. Oder die Entelechie nimmt hellsichtig wahr, was zu tun ist, und ihre Natur nötigt sie nun, dieser Sicht entsprechend zu handeln. Dann fragt sich wieder, ob ihr Wissen unmittelbar Zukunft weiß oder ob es vom gegenwärtigen Bedürfnis angeregt wird. Doch wohl dies Letzte; denn wie sollte in irgend ein Wissen fallen, was noch gar nicht vorhanden ist? Von der gegenwärtigen Lage also wird die Entelechie

notwendig bestimmt; ist es da nicht einfacher, anzunehmen, die gegenwärtige Lage bestimme sich selber kraft maschineller Einrichtung?

Kurz gesagt: nehme ich eine gegebene Situation und lasse sie nach festen Gesetzen verändern, also daß der folgende Augenblick von dem vorigen zwangsweise abhängt — dann gewährleistet psychologische Gesetzlichkeit ein sinnvolles Ergebnis nicht sicherer als physikalische; die wirkliche Bürgschaft gibt da nur eine Einrichtung, die auf das Resultat hin getroffen ist; und die Entelechie taugt als Einrichtung nicht mehr denn eine entsprechende Maschine.

Nein, wahrhaft plausibel wird die vitalistische Fiktion erst, wenn ihr übersinnliches Agens nach der Analogie menschlichen Wahlwillens gedacht wird. Dann gibt es für sie immer beliebig viele Wege; sie könnte den einen so leicht gehen wie den andern; sie wählt sich aber den, der ihr jeweils der zweckmäßigste scheint; sie ist m. a. W. in ihren Entschlüssen frei; und damit wird das Kausalgesetz zu ihren Gunsten aufgehoben. Hier werfe nun niemand ein, der menschliche Wille wirke doch empirisch, ohne es aufzuheben. Wer fürs Menschenleben Determinist ist, legt ja auch den menschlichen Handlungen im notwendigen Ablauf der Hirnprozesse eine maschinelle Grundlage, der hängt also für das Leben der Tiere und Pflanzen erst recht der Maschinenfiktion an. Der Vitalismus dagegen gehört von Gottes und Rechts wegen mit der indeterministischen Willenslehre zusammen; so leugne er auch nicht, daß er die Kette der Ursächlichkeit zerbricht.

Daß er damit alle Möglichkeit der Wissenschaft aufhöbe: das ist eine Verleumdung der Mechanisten, vor der ein rechter Vitalist sich nicht fürchten sollte. An Stelle kausaler Notwendigkeit tritt berechenbare Wahrscheinlichkeit, die in der Praxis mit jener zusammenrinnt. Auch wer annimmt, daß jeder Mensch in jedem Augenblicke frei ist, wundert sich, wenn einer anders handelt, als sich's von ihm erwarten ließ. Auch die Geschichte (die als Sonderwissenschaft grundsätzlich von der Fiktion der Willensfreiheit ausgeht) erkennt statistische Gleichmäßigkeiten an. Dementsprechend darf man immer glauben, daß eine kluge Entelechie die richtigen Mittel zum Besten ihres schutzbefohlenen Lebewesens sich aussuchen wird; und so gewinnt man Regeln, die man mit Zuversicht benutzt; täuscht das Vertrauen einmal, so legt man den Irrtum zu den Fehlversuchen, die sogar den Physiker und Chemiker gelegentlich äffen; was bedarf die

Biologie weiter, um zu gedeihen? Der Verlauf eines vitalen Prozesses weiche einmal vom gewöhnlichen ab und zwar zum Vorteil des Lebewesens. Da heißt es hier: eine für besondere Fälle vorgesehene Regulation schnappe automatisch ein; und dort: die Entelechie habe in schöpferischer Freiheit ein Mittel zur Rettung ihres Leibes gefunden. Ein andermal dagegen gerate die Sache minder wohl; da hat drüben ein Ressort und hüben die Gescheitheit oder Macht des Psychoides versagt. Individuelle Abweichungen von der Norm mag der eine auf unendliche Verschiedenheiten der maschinellen Konstruktion, der andere auf Launen des Lebensprinzips schieben. Kurzum, die feindlichen Fiktionen erschaffen sich ihre unverträglichen Vokabularien; Fakten aber und Forschungen behalten so oder so ihren Kurs.

18. Die Fiktionen über das Verhältnis von Leib und Seele

Mit der mechanistischen und der vitalistischen Fiktion verklammern sich die beiden Auffassungen vom Verhältnis der Seele zum Leibe. Wer nämlich der sinnvollen Struktur des Organismus alle Lebensäußerungen zutraut, darf ihr auch noch die menschlichen Handlungen zutrauen und faßt dann konsequent die psychischen Akte als Parallelen der physischen — oder, besser: umgekehrt. Wer dagegen für vitale Prozesse Entelechien bemüht, braucht einfach mit ARISTOTELES die Seele für die Entelechie des Leibes zu erklären, um in den psychologischen Geschehnissen so gut wie im Wachstum oder Stoffwechsel das Zusammenwirken einer körperlichen Struktur und einer übersinnlichen Macht zu sehen. Und abermals: die dualistische Fiktion gewinnt ihre Bedeutung nur, wenn sie auf die Herstellung strenger Kausalität verzichtet. Denn was vielen Geistern schwer begreiflich scheint, ist ja dieses: wie immer neue sinnvolle Erfolge, wechselnden Lagen angepaßt, entspringen können, wo sinnvolle Anordnungen dem Spiel einer ewig gleichmäßigen Gesetzlichkeit überantwortet werden. Daß nun die psychologische Gesetzmäßigkeit der Logik verwandter sein müsse als die physikalische, ein seelischer Mechanismus also sich klüger benehmen könne als ein leiblicher: das ist bloßer Aberglauben. Setze ich einmal einen Seelenzustand, der sich nach psychologischen Notwendigkeiten abwandelt, so kann ich dieses Geschehen jederzeit durch die physikalisch notwendige Veränderung einer geordneten extensiven Mannigfaltigkeit symbolisch ab-

gebildet denken. Ich verliere mithin für die Vernünftigkeit des Resultats gar nichts durch die parallelistische Fiktion. Nur wenn ich der Seele erlaube, von Fall zu Fall frei über ihr Tun zu entscheiden, wenn ich also das Joch der Ursächlichkeit von ihr abschüttle, erleichtere ich mir die Einsicht in die Rationalität psychophysischer Zusammenhänge; nur als Indeterminist kann ich mithin die Vorteile der Wechselwirkungsfiktion voll einheimsen.

Denn die bloße Bequemlichkeit darf ein rechter Denker nicht als Vorteil gelten lassen; und bequem freilich ist die Vorstellung von einer auf den Leib wirkenden und durch den Leib beeinflußten Seele; schon weil sie besonderer Hilfsfiktionen nicht bedarf. Deren aber kann die parallelistische Doktrin nicht entraten. Ihre verschiedenen metaphysischen Ausgestaltungen gehen den Biologen als solchen nichts an; genug daß sie ihre Anhänger auffordert, jedem physischen Vorgange einen nervösen zu koordinieren. Und unmittelbar koordinieren lassen sich einmal nur Elemente den Elementen; einfache Empfindungen also den Reizungen des Sensoriums, einfache Willensregungen den Innervationen oder den Ansätzen dazu in den motorischen Zentren. Allein — wir erleben niemals solche einfachen Willensregungen oder Empfindungen; auch nicht etwa jemals ein Mosaïk aus ihnen; sondern stets Einheiten höheren Ranges; stets und ohne Ausnahme; und würde ich mir wirklich einmal in einem wachen Augenblicke nur eines einzigen Farbfleckes bewußt: schon das allezeit — und wär's auch noch so leise — mitschwingende Ichgefühl, schon das unumgängliche Verspüren der Absetzung meines Rots vom Hintergrunde und vom vorigen Schwarz erhöbe mein optisches Erleben über die elementare Monoidie; diese würde Bewußtlosigkeit bedeuten. Doch es steht schlimmer: in der wirklich erlebten Einheit haben die Elemente, die meine Aufmerksamkeit daraus hervorhebt, eine neue Natur angenommen. Die Kontrastgesetze zeigen, daß zwei Farben miteinander ganz anders wirken als die einzelnen für sich; mit jeder Stufe der Komplikation aber steigert sich die Veränderung der vermuteten Bestandteile meines augenblicklichen, einen Erlebnisses. Ich apperzipiere z. B. statt jener gefärbten Fläche den einfachsten Körper. Da ergänze ich bereits notwendigerweise den Eindruck durch vage Erinnerungsbilder, ordne das Wahrgenommene in eine Klasse ein, erfahre beim Formauffassen irgendwelche motorischen Regungen. So sagt die nachträgliche Analyse; im Augenblicke des Beschauens jedoch weiß ich von alledem nicht das mindeste; das

Bewußtsein der entsprechenden Augenbewegungen, für sich, im Dunkeln etwa, verspürt, ist mit dem Element, das ich um der Erklärung der Gestaltqualität willen vermutete, ganz unvergleichbar. Steigere ich vollends die Höhenstufe des Erlebens bis zu Denk- oder Willensakten empor, so finde ich keinen einzigen der zahllosen Bestandteile, die psychologisches Nachsinnen hinterher in den einen Augenblick verlegt, im wirklichen Bewußtsein wieder. Vielmehr bildet jedesmal der seelische Moment eine unzersetzliche Einheit; das räumliche ausgebreitete Vielerlei, das er umspannt, täuscht nur Oberflächliche über ihre Unauflöslichkeit hinweg. Entweder also: die Parallelisierung auch der verhältnismäßig elementaren psychischen Geschehnisse mit Gehirnprozessen ist grundsätzlich unmöglich, ja unsinnig; oder ich erfinde geeignete Fiktionen, um sie dennoch möglich zu machen.

Die erste, als deren Erfinder einerseits Spencer, anderseits Fechner mit seinem „synechologischen Prinzip" gelten dürfen, lautet so. Alle leiblichen Vorgänge, von denen wir wissen können, sogar noch die einfachsten, sind vielfach zusammengesetzt; denn der Raum ist die Form des Nebeneinander. Alle Seelenvorgänge dagegen, sogar noch die höchster Stufe, werden als absolut einfach erlebt; denn das eigentliche Wesen des seelischen Erlebens besteht im Zusammenfassen von Mannigfaltigkeiten durch die „Einheit der Apperzeption". Während nun leibliche Veränderungen sich im Raume nach physikalischen Regeln kombinieren, treten die entsprechenden psychischen Elementarvorgänge, einzeln niemals erlebbar, nach den bisher wenig bekannten, darum aber nicht minder strengen psychologischen Gesetzen zu jenen höheren Einheiten zusammen, die wirklich erlebt werden. In diesen gehen die Bestandteile so auf, daß sie teils verwandelt scheinen, teils für sich ganz unbeachtet, ja unentdeckbar bleiben. Es steht da wie in der Chemie (Mill, Taine), wo niemand in der scheinbaren Einheit des Wassers Sauerstoff und Wasserstoff suchen und niemand dem Sauerstoff und dem Wasserstoff ansehen würde, daß sie miteinander gerade Wasser ergeben mußten — bis Verbindung und Zerlegung die Tatsache erweist. Ebensowenig vermöchte irgend ein Mensch zu ahnen, daß z. B. gewisse Innervationserlebnisse, die, einzeln genommen, nicht bis ins Bewußtsein drängen, in bestimmter Reihenfolge vereinigt, nach festen Gesetzen einen bestimmten Denkakt ergeben. Erst nachträgliche Überlegung kann auf die Synthese führen, die Wundt mit Recht „schöpferisch" nennt, da

sie in jedem Augenblick Unerwartetes, Unerwartbares offenbart. Dennoch sind ihre Regeln so unverbrüchlich wie die der Chemie. Nur leider: wir werden nie in die Lage kommen, zur Prüfung Psychismen in psychische Retorten zu werfen; und darum muß die „Mind-Stuff-Theory“ (CLIFFORD) ewig erklärende Fiktion bleiben.

Die zweite dem Parallelismus notwendige Fiktion schafft das unbewußte Seelische. Es gäbe nämlich ein völlig zusammenhangloses und absurdes Bild, wenn wir mit einer Zufallsauswahl von Hirnveränderungen abgerissene Fetzen geistiger „Epiphänomena“ parallelisieren und alle übrigen zerebralen Vorgänge ohne Parallele lassen wollten. Nein: entspricht dem einen Vorgang ein bewußtes psychisches Erlebnis, so muß auch dem andern — sagen wir: ein „X“ entsprechen, das den bewußten Erlebnissen irgendwie verwandt sein, uns aber ewig unvorstellbar bleiben muß; ewig — weil wir Psychisches ja eben stets nur als Bewußtes erfahren und erinnern können, und, was wir auch immer sinnlich erkennen, ins Raumkörperliche fällt.

19. Psychophysische Parallelisierungen

Unter diesen zwei fiktiven Voraussetzungen läßt sich nun die Parallele zwischen leiblichem und seelischem Geschehen durchführen. Das muß möglich sein, weil die Fiktion urseelischer Elemente, aus denen alle erlebten Momente zusammengesetzt sein sollen, für jedes erdenkliche Erleben die nötigen Bausteine liefern muß und weil diesen Bausteinen des Psychischen ihre Vertretungen im Hirngeschehen garantiert sind; weil ferner alle Lücken der Konstruktion durch die Fiktion des Unbewußten sich nach Belieben stopfen lassen. So projiziert sich denn die dem Bewußtsein und damit der Selbstbeobachtung zugängliche Welt psychologischer Erfahrung in eine fiktive Ebene rationaler Psychologie, innerhalb deren es besser zusammenhängende Erkenntnis als im primären Reiche der empirischen Seelenkunde gibt. Es entsteht also auf Grund der parallelistischen Fiktion und ihrer Hilfsfiktionen ein System von Wahrheiten zweiten Grades, die wir den unmittelbar zu erfahrenden Tatsachen zuordnen und substituieren können. An diesen werden jene geprüft; je nachdem die Symbolisierung gelingt oder mißrät, gilt ein Satz der fiktiven Urteilsschicht als verifiziert oder widerlegt. Beides immer unter der stillschweigenden Voraussetzung, daß die Grundfiktionen zu Recht bestehen.

Man sieht, wir stimmen hier ganz mit den methodologischen Gedanken MÜNSTERBERGS überein. Desto weiter weichen wir von seinen Konstruktionen im einzelnen ab; die sind, so meinen wir, dadurch endgültig erledigt, daß sie dem Denken und Wollen keine geeignete Grundlage schaffen. Darum gestatte ich mir, zum Schluß in äußerster Kürze anzudeuten, wie ich selber die Parallelisierung der leiblichen und der seelischen Vorgänge im einzelnen mir vorstelle; als leicht skizziertes Beispiel eines Erkenntnissystems zweiten Grades nehme man das Folgende hin; zu näheren Begründungen und zur Zurückweisung vorgebrachter und vorauszusetzender zahlreicher Einwände fehlt leider der Raum; Autoren, die vor mir gleiche oder ähnliche Vorschläge gemacht haben, zitiere ich, ohne näher auf sie einzugehen.

a) Wie jedes Lebensgeschehen muß auch das seelische als Reaktion auf Reize betrachtet werden; seine leibliche Parallele ist demnach nicht, wie alle Welt annimmt, die einseitige Leitung vom Sinnesorgan ins Gehirn; sondern vielmehr der vollständige Doppelvorgang, dessen Vorstufe der Reflex war: nur die zentripetale Hälfte verläuft bis zur Einmündung der Erregung ins sensorische Zentrum, die zugehörige zentrifugale beginnt beim Auslauf des nervösen Prozesses aus den angeschlossenen motorischen Ganglienzellen. Demnach zerfällt jedes seelische Element — ich nenne es einfürallemal „Psychade“ — in eine Empfindung und eine damit verbundene „Volition“: so heiße mir künftig die dem Innervieren oder dem Ansatz dazu, dem zentrifugalen Strome mithin, gleichfließende Seite der Psychade, die beileibe nicht mit den kinästhetischen Empfindungen zu verwechseln ist, als welche der rezeptiven Hälfte der Psychade anheimfallen.

„Innervationsempfindung“ sagte man ehedem für den reaktiven Bestandteil im Geistigen und verwendete den Begriff u. a. zu erfolgreicher Erklärung der räumlichen Erfahrungen (MACH). Der Ausdruck ist schlecht; denn eine „Empfindung“ ist die Volition ja eben nicht, sondern Komplement des Empfindens; und außerdem braucht eine motorische Erregung, die Volitionen begleitet, nicht stark genug zu sein, um tatsächlich Innervation zustande zu bringen: wohl die meisten Rindenvorgänge verrinnen (wenigstens beim Kulturmenschen) innerhalb des Gehirnes, ohne auf die Muskeln Einfluß zu gewinnen; es gibt also eine Innervationsschwelle; aber seelisches Geschehen entspricht auch diesen nach außen wirkungslosen Prozessen. Das Wort „Innervationsempfindung“ muß des-

halb fallen; seinen Sinn erneuere ich mittels des Begriffes der „Volition“. Er bleibt unberührt durch die Beweise GOLDSCHEIDERS dafür, daß als Maß fürs Bewegen der Glieder nur kinästhetische, nicht Innervationsempfindungen in Frage kommen.

Die Volition nun charakterisiert sich gegenüber der Empfindung dreifach. Erstens durch jenes unvergleichbare Bewußtsein von Aktivität, das sie unserem Seelenleben verleiht. Zweitens werden die Volitionen vollkommen unräumlich erlebt; nicht einmal die Möglichkeit sekundärer Lokalisierungen, die doch den Tönen, Gerüchen, Geschmäcken nicht fehlt, ist ihnen gegeben, daher behalten sie etwas eigen Unsinnliches. Und es läßt sich infolgedessen hinterher gar nichts über sie aussagen. Daß z. B. verschiedene Gedanken auch verschiedene Erlebnisse sein müssen, ist klar; worin die Verschiedenheit eigentlich liegt, ist aber unaussprechbar, weil nicht zu verbildlichen. Wer das nicht aus alltäglicher Erfahrung weiß, dem mögen es die sogenannten „Experimente“ der „Denkpsychologen“ zeigen. Dies nun hängt mit dem dritten Kennzeichen der Volition zusammen; sie ist schlechthin unerinnerlich; denn jede Erneuerung der entsprechenden Erregungen im Motorium setzt statt der Erinnerung an die alte gleich eine neue Volition. Das aber hindert natürlich nicht, daß die Reproduktion assoziierter Vorstellungen durch die Erneuerung von Volitionen vermittelt wird (c).

Es muß nun dreierlei Volitionen geben. Entweder nämlich wird die Innervationsschwelle nicht überschritten und der motorische Vorgang verläuft innerhalb der Hirnrinde; dann entstehen „Denkungen“ (so will ich's nennen — „Gedanken“ sind komplizierte Gebilde!). Oder es werden zwar Muskeln innerviert; aber gleichzeitig oder unmittelbar danach auch antagonistische, so daß es zur eigentlichen Zuckung nicht kommt; was dann auftritt, heiße uns „Spannung“. Im dritten Falle, dem der „Strebung“, komme es zu Ansätzen wirklicher Gliederbewegung; je deutlicher diese sich kundgibt, desto ununterscheidbarer verschmilzt die Volition mit der dazugehörigen kinästhetischen Empfindung; diese vermittelt die Nachricht von der räumlichen Verschiebung des Beines, des Fingers; jene verleiht jenes Bewußtsein spontaner Tätigkeit, das bei passiven Bewegungen ausbleibt.

b) Indem Gehirnvorgänge sich summieren, vereinigen sich Psychaden nach den Gesetzen der „schöpferischen Synthese“. Und zwar so:



α) Sehr schnell aufeinanderfolgende Psychaden werden als gleichzeitig erlebt; denn jedes gesonderte Erlebnis bedarf einer gewissen zeitlichen Mindeststrecke, um sich zu entfalten.

β) Gleichzeitig erlebte Psychaden werden entweder in eine ununterscheidbare Einheit „verschmolzen" oder in einer unterscheidbaren Mannigfaltigkeit „vereinigt"; dies geschieht regelmäßig mittels der Anschauungsform des Raumes.

γ) Die Vereinigung in einer Mannigfaltigkeit gelingt nur Empfindungen; die zugehörigen Volitionen werden stets verschmolzen. Verschmolzen werden aber auch die Empfindungen des Geruchs, Geschmacks, Gehörs, so lange sie unter sich bleiben; gleichzeitig mit optischen oder taktischen Empfindungen bilden sie Mannigfaltigkeiten und werden dann auch lokalisiert.

δ) Für die Raumsinne gilt: je näher die gereizten Punkte einander liegen, desto mehr tendieren die entsprechenden Emppfindungen zur Verschmelzung. Die Schwelle aber zwischen Verschmelzung und Vereinigung schwankt zwischen weitesten Grenzen (g).

c) Erneuern sich Teile einer zerebralen Konstellation, so erneuert sich — nach dem „Prinzip der ausgefahrenen Geleise" (BAIN) — gerne die Gesamtkonstellation; oder, psychologisch ausgedrückt: wieder auftauchende Teile einer simultanen Mannigfaltigkeit haben die Tendenz, sich zur vollen Mannigfaltigkeit zu ergänzen. Dies ist das Gesetz der Assoziation und Reproduktion gleichzeitiger Psychaden. Voraussetzung ist: alle Bahnen, die sensorische und motorische Zentralganglien verbinden, sind beidsinnig „befahrbar".

Anderseits verlaufen in der Seele auch einsinnige Vorstellungsreihen; und das ist das Gesetz der Assoziation und Reproduktion einander folgender Psychaden. Hier ist die Analogie der Kettenreflexe heranzuziehen (KASSOWITZ). Innervationen und darauf folgende Erregungen des Sensoriums vom Muskel aus verbinden je zwei kortikale Prozesse einsinnig; denn die Bahn zwischen motorischem Zentrum und Muskel wird (im normalen Leben) nur in zentrifugaler, die vom Muskel zum Zentrum der kinästhetischen Empfindungen nur in zentripetaler Richtung durchlaufen. Und falls die motorische Erregung so schwach ist, daß es zur Innervation nicht kommt, sorgen kollaterale Verbindungen zwischen den motorischen und den sensorischen Nervensträngen dafür, daß die Reihe der nervösen Prozesse ununterbrochen ab-

rollt. Dem entspricht nun auf seelischer Seite die eingeübte Sukzession der Psychaden in beliebig langen Reihen.

d) Zur Illustration des Unterschieds zwischen reproduzierten und originalen Empfindungen (für die Volitionen fällt der Unterschied fort, a) benutzen wir die Hypothese der Doppelzentren. Wir verlegen ins Stammhirn die unmittelbaren Projektionen der Sinnesflächen samt den Reflexschaltungen für die Adaptation der Sinnesorgane; und in die Hemisphären die Märkte des Verkehrs zwischen den verschiedenartigen sensorischen und weiter zwischen diesen und den motorischen Zellen. Hier also müssen sich im wesentlichen die Assoziationen bilden; und so mangelt den reproduzierten Empfindungen einerseits der lebendige Unterton, den bloß die Reizung des Stammhirns schafft; anderseits das Zusammen mit den kinästhetischen Empfindungen, die von den reizgetroffenen und dem Reize sich anpassenden Sinnesorganen stammen. Dies aber macht die optischen Vorstellungsbilder so eigen flächenhaft und bleich, gesetzt sogar, sie wären vollständig (was sie obendrein niemals sein werden); läßt die erinnerten Töne so geisterhaft unwirklich hallen; nimmt den Geschmacks- und Geruchs-, ja auch den Tasterinnerungen ihren sinnlichen Zauber, so daß sie als solche geradezu unkenntlich werden.

Da nun die Möglichkeit von innerlichen Reizungen des Stammhirns und darauf folgenden Adaptationen der Sinnesorgane nie ausgeschlossen werden kann, so werden alle Übergänge der reproduzierten Vorstellung zur Halluzination begreiflich (vgl. PROSPER DESPINE und MEYNERT).

e) Das Lernen!

Je öfter eine Reihe von Psychaden abläuft, um so geschwinder folgen sie einander, bis sie endlich, sei es zur Verschmelzung, sei es zur Zusammenfassung in einem simultanen Raumbilde gelangen (b, α). So lernen wir buchstabierend lesen, lernen, Einzelheiten studierend, Ganzheiten überschauen, lernen den Überblick über Gedankenketten. Es ist der nämliche Vorgang, der jede gewonnene Fähigkeit automatisch, halb bewußt, unbewußt macht (SPENCER).

Wenn nun das Resultat einer ersten Bewegung zu einer zweiten, entgegengesetzt gerichteten führt; wenn z. B. auf einen Griff ein schnelles Zurückziehen der Hand folgt, weil der gegriffene Gegenstand etwa stachlig war: so bildet sich zunächst eine asso-

ziative Kette (c) aus folgenden Gliedern: Dingbild, positive Volition, zugehörige Muskelempfindung, Schmerz, negative Volition. Wiederholung der Lage führt aber zu geschwinderer Abfolge; noch bevor der Schmerz verspürt ist, setzt schon die negative Volition ein; denn über kollaterale Bahnen (c) ist die kinästhetische Erregung und der ihr folgende Nachklang des Schmerzes im Zentrum angekommen, ehe der Griff sein Ziel voll erreicht hat. Das bedeutet Hemmung des Griffes; ein drittes Mal kürzt sich der Flug noch mehr, und es kommt nur noch zum Ansatz der Bewegung; endlich gar nur noch zu einer Denkung (a): „nichts für mich!" — zur unbewegten Ablehnung also. Auf diese Weise aber „lernt" der lebendige Automat. Alles weitere sind bloße Komplikationen; ist der einfachste Fall der „auf historischer Basis" (DRIESCH) modifizierten Handlung mechanistisch erklärt, so ist auch noch der verwickeltste im Prinzip erklärbar; sogar lügen lernt solch ein Papagei — trotz DRIESCH! Man setze nur statt der Armstreckung die Tätigkeit des Sprechapparates ein und statt der Stacheln einen geistigen Schock — und brauche etwas konstruktive Fantasie, so hat man die Fäden in der Hand.

f) Das Empfindungsleben hat fünf Seiten. Davon wird

α) die Extensität und die Intensität ohne weiteres durch Ausdehnung und Stärkegrad der Nervenreizung versinnbildet; und die Qualität hängt sicher im allgemeinen an der „spezifischen Energie" der Sinnesorgane, wahrscheinlich aber im besonderen an spezifischen Rhythmen von Vibrationen in der untermikroskopischen Struktur der sensorischen Nerven.

β) Dem beschleunigten Ablaufe der Psychadenketten und der Geschwindigkeit des Zusammenfassens von Mannigfaltigkeiten (b, α); e) antwortet jenes eigentümliche Erlebnis des Gewohnten und Bekannten; während das Bewußtsein der Neuheit zögernden Verlauf seelischer Prozesse begleitet. Die Abschattierungen nun von „Neu" zu „Vertraut" will ich lieber nicht (wie ich ehedem tat) ein Gefühl, auch nicht (mit HÖFFDING) eine „Qualität", sondern eher eine besondere, die vierte, „Modifikation" des Empfindens nennen; wie ja denn das Tempo des nervösen Geschehens einer besonderen psychischen Repräsentation noch bedarf.

γ) Die Skala des Gefühlstones verläuft von Lust nach Unlust durch lauter Intensitäten über einen Nullpunkt; die leibliche Parallele muß also einerseits eine quantitative Bestimmung des Nervenprozesses sein, anderseits fähig, entgegengesetzte Vorzeichen

zu tragen. Demnach bleibt die Wahl zwischen zwei Hypothesen. Entweder es entspricht die Lust einem Gewinn, sei es an Substanz, sei es an Energie; allenfalls einem glücklichen Ausgleiche von Assimilation und Dissimilation; die Unlust dagegen einem Verluste an Stoffen oder Kräften; oder es handelt sich beim Gefühlsgegensatze um entgegengesetzte Vorzeichen von Bewegungen. Die zweite Möglichkeit läßt abermals zwei Deutungen zu. Entweder die Förderung der Bewegungen ist von Lust, ihre Hemmung von Unlust begleitet; oder der positive und der negative Sinn der Bewegungsrichtung gegenüber der Reizquelle kommt in Frage. Jene Ansicht nun verwerfen wir; sie müßte zu der augenscheinlich falschen Folgerung führen, daß stets das geschwindeste Tempo der Lebensprozesse mit höchster Lust verbunden sein und völlige Lähmung den Gipfel aller Unlust bedeuten müßte. Also stehen einander noch die nutritive und die tropistische Hypothese gegenüber. Jene, die den Gegensatz der Gefühle von Ernährung oder Zersetzung der nervösen Struktur abhängen läßt, liegt nahe und ist alt: schon PLATO stellte sie auf; neuerdings findet sie sich meistens in der Form: die reichlichere oder ärmlichere Durchblutung des Gehirns schaffe Lust oder Unlust. Aber dieser Zusammenhang ist nach BERGERS Forschungen kaum so eng, wie man oft annahm; und nicht einmal die unmittelbare Zerstörung der Gehirnsubstanz braucht von Unlust begleitet zu sein: die Euphorie am Beginne der progressiven Paralyse beweist es. Aber überhaupt bereitet Unterernährung, die den ganzen Leib und somit auch das Nervensystem trifft, nur mäßige Qualen; ja, beim Verhungern macht die Pein der Ermattung gerade in den späten Stadien Platz, wo alle Fettreserven verzehrt sind und die Nerven stärker angegriffen werden. Außerdem fördert jede lebhafte Tätigkeit die Dissimilation des lebendigen Protoplasmas, mag dann immerhin öfters gesteigerter Aufbau folgen; niemand aber setzt das Aufreibende einer Arbeit, die Wildheit eines Spieles, das Explosive einer Leidenschaft, kurz das Nervenverbrennende irgend eines Zustandes mit Unlust ohne weiteres gleich. So gewinnt in unseren Augen die tropistische Hypothese den Sieg: Bewegungen oder Bewegungstendenzen, die der Reizquelle zustreben, Griff also, Andrang, Saugen, Expansion, und was dem gleicht, bedeuten Lust; Unlust dagegen Flucht, Abstoßung, Kontraktion, kurz negative Bewegungen oder Neigungen. Diese Lehre, die erst in neuester Zeit aufzutauchen scheint (NÄGELI 1884, MACH, EXNER, RIBOT,

TARDE, EBBINGHAUS), kann sich noch auf besondere Erfahrungen stützen. Nach MÜNSTERBERG nehmen in Lustzuständen die Streckbewegungen an Stärke zu, die Beugebewegungen ab. Nach SCHAFFER begleitet bei Hypnotisierten reflexhafte Streckungen ein heiterer, Beugungen der Glieder ein ängstlicher Gesichtsausdruck. Nach KLAGES charakterisiert steigende Schrift, die Streckungen der Hand und der Finger entspricht, freudige Stimmungen, fallende Depressionen.

g) Die Vokabel „Aufmerksamkeit" deckt ganz verschiedene Begriffe. Mitunter meint man bei dem Worte die gespannte Erwartung eines Kommenden: eine Kette von Wahrnehmungen reproduziert eine Vorstellung, die bestimmte Volitionen veranlaßt; insonderheit werden die Sinnesorgane adaptiert; aber mit ihnen schließlich auch die übrige Muskulatur; und diese Haltung wird starr behauptet, solange die Vorstellung dauert. Das ist der Vorgang, den z. B. RIBOT meisterhaft beschrieben hat. Anderseits handelt sich's um die Fixierung und Heraushebung einzelner Punkte eines seelischen Komplexes; man vergleicht den gerne einer verwaschenen Skizze, deren Teile hintereinander genauer ausgezeichnet werden. Dem entspräche auf leiblichem Gebiete: die Lebenssteigerung scharf umschriebener enger Bezirke innerhalb eines weiteren erregten Hirngebietes; also etwa lokale Durchblutung, deren Intensität und saubere Umgrenzung über den Grad der geistigen Konzentration entscheiden würde (MACH, MEYNERT). Also versinnbildet die Akte des Aufmerkens eine genau abgemessene Innervation der Hirnadern, auf die wir uns — etwa nach JENNINGS' Prinzip vom Fehlversuch und Erfolg („Error and Trial") — von der Wiege an unwillkürlich einüben.

Diese sondernde Aufmerksamkeit ergänzt sich nun beständig durch die Zusammenfassung psychischer Elemente und Einheiten (b). Schweißung hier, Lösung dort; hier Synthese, dort Analyse. Unser ganzes Seelenleben wurzelt in diesem Gegensinn der Tätigkeiten.

h) Das Vergleichen denken wir als Kombination von drei Prozessen; erstlich wird ein Komplex mit der Modifikation der Bekanntheit erlebt (f, β); zweitens taucht neben ihm das reproduzierte Bild ehemaliger Umgebungen auf (und bestünden sie nur aus einem Wortklange!); drittens aber ergänzt sich diese sensorische Doppelhälfte der Vergleichung durch die ihren beiden Gliedern zugehörigen Volitionen; verlaufen sie harmonisch, so urteilt es in uns: „gleich"! —; entstehen dagegen Spannungen (a), so erleben wir „ungleich"!

i) α) Das Ichbewußtsein, das alle unsere „bewußten“ Psychaden begleitet, ist ein hochkompliziertes Geschehnis — weshalb es denn auch erst beim redenden Menschen, und beim Kinde verhältnismäßig spät, sich entwickelt und leicht erkrankt. Sein einer Bestandteil freilich ist unverlierbar: aus unzähligen für sich unmerklichen und nur langsam sich abwandelnden Psychaden, die dem Tonus der Muskeln und Adern und den beständigen leisen Zustandsänderungen in allen Organen entsprechen, setzt sich eine Art dauernden Hintergrundes für unser gesamtes Seelenleben zusammen: „Lebensbewußtsein“ möchte ich's nennen. Mit ihm assoziiert sich ein allmählich an Inhalt wachsender Nachklang vieler und wechselnder Erinnerungen, deren keine gesondert aus dem Agglutinate auftaucht; er bildet den Kern des „Persönlichkeitbewußtseins“. Dazu tritt endlich das „Kraftbewußtsein“, das entsteht, wo Ansätze zur Innervation gehemmt, aber immer wieder erneuert werden, wo also Nervenströme vor Widerständen sich summieren und dadurch sich steigern; und wo dementsprechend Volitionen „sich stauen“ (Th. Lipps). Die Unfähigkeit zu solcher Sammlung und Stauung bildet nun das Wesen der krankhaften Depersonalisation (die, wie Oesterreich gezeigt hat, an Stimmungen der Organempfindungen nicht hängen kann).

β) Wo nun Psychaden außer Zusammenhang mit dem Icherlebnis auftreten, indem nervöse Bahnen unterbrochen sind (Wernickes „Sejunktion“), da bleiben sie „unbeachtet“; und entziehen sich größere Zusammenhänge dauernd der Beachtung, wird das Seelenleben krank; hier wurzelt nach unserer Auffassung die Hysterie. Ihre leiblichen Begleiterscheinungen legen wir uns so zurecht. Die dem verdrängten Komplex zugehörigen Innervationen haben keine Verbindung mehr mit denen, die vom übrigen Hirn ausgehen; sie sind gleichsam automatisch geworden wie die Bewegungen des Herzens oder die Rückenmarksreflexe; während aber die normalen Automatismen, maschinenhaft präformiert, das höhere Willensleben gleichsam tragen, wirkt die Tätigkeit der aus ihrem natürlichen Zusammenhange gelösten Hemisphärenherde zufällig, ruckweise, störend; neben das gesunde Niesen und Pulsen tritt der kranke „Tic“. Nun stelle man die zerrissene Verbindung her: so laufen die Bewegungen in ihr altes Bett; der Komplex wird „abreagiert“ — und der Rhythmus des Lebens tönt von neuem.

γ) Von dem neben allen beachteten Psychaden einhergehenden Ichbewußtsein muß natürlich die umgrenzte, geformte, farbenbunte

Einzelvorstellung vom Ich scharf getrennt werden; die zeichnet sich vor sonstigen Vorstellungen nur durch besonderen Reichtum an Inhalt und überaus starke Affektbetonung aus. Auf ihrer Assoziation mit anderen Erlebnissen beruht jene Einfühlung, die in Ästhetik und Ethik die größte Rolle spielt.

k) Das Urteil muß der Parallelist, der kraft seiner Grundfiktion alle seelischen Vorgänge in Elemente spaltet, im Sinne BRENTANOs auffassen; zu einer Vorstellung oder Wahrnehmung kommt ein besonderer Glaube an die Wirklichkeit noch hinzu. Dessen Natur aber kann nach unseren Prämissen nur motorisch sein; allem gegenüber, was wir für real gelten lassen, setzen wir uns in irgend eine Reaktionsbereitschaft; „nehmen Stellung dazu", wie die Sprache es plastisch ausdrückt (MÜNSTERBERG, MÜLLER-FREIENFELS, JULIUS SCHULTZ). Im Gegensatz zu den geglaubten schweben bloß fantasierte Vorstellungen ohne Impulse zu Griff oder Abwehr durch die Seele; ihre motorische Ergänzung beschränkt sich auf nachahmende Tendenzen.

l) Solche Nachahmungsbewegungen oder Ansätze dazu entsprechen nun dem, was wir im Psychischen „Gestaltqualitäten" nennen. Die Strebungen oder Spannungen beim Innervieren der Augenmuskulatur, die das Form- und Bewegungssehen vermitteln, die Rhythmik der Sprachwerkzeuge beim Zusammenfassen einer Melodie, die affektbetonten Denkungen beim Umgreifen einer geistigen Einheit sind einfache Beispiele. STRICKER, WAHLE, STORCH haben das überzeugend dargetan; nur daß sie die hier entscheidenden Volitionen von den kinästhetischen Empfindungen nicht genügend trennten.

m) Das Gedächtnis bietet über die allgemeinen Voraussetzungen seiner Erklärbarkeit hinaus (c, d) noch besondere Wunder.

α) Schon die verschiedene Haltbarkeit der Engramme hat manches Seltsame. Daß einerseits viel eingeübte, anderseits besonders intensiv erlebte Psychadenreihen sich verhältnismäßig leicht und glatt erneuern, dazu bedarf es ja vielleicht keiner besonderen Hilfsannahmen. Aber woher die Tendenz unlustbetonter Vorstellungen, ins Vergessen zu gleiten, lustbetonter, sich immer wieder zu erneuern? Ich lege mir die Sache so zurecht. Die mit Lust einhergehenden Dehnungen (f, *γ*) fördern, die von Unlust begleiteten Schrumpfungen schädigen das Gedeihen des Leibes; man weiß, wie Sorge und Gram „zehren", Heiterkeit dagegen die Glieder schmeidigt und die Augen hell macht. Dementsprechend

hat sich als eine unter den unzähligen organischen Regulationen eine Anpassung der Hirnaderinnervation (g) an die Erregungen positiver und negativer Motorik ausgebildet, derart, daß die Aufmerksamkeit sich den freudigen Vorstellungen zuwendet, von den schmerzlichen hinwegblickt. So glänzen jene in frischerer Farbe als diese und werden sicherer fixiert.

β) Weitaus erstaunlicher ist die inhaltliche Provinzeinteilung des Gedächtnisses. Wie kann es im Großhirn ein bestimmtes Zentrum für optische Bilder geben, dessen Schädigung „Seelenblindheit" setzt! ferner eines für Wortklang-, eines für Sprech-, eines für Lese-, eines für Schreibvorstellungen? Und doch erweisen die verschiedenen Aphasien das Vorhandensein solcher umzirkten Gebiete! Aber es tragen ja dieselben Optikusfasern, die jeder beliebige Lichtstrahl erregt, auch die von geschriebenen und gedruckten Buchstaben ausgehenden Reize hirnwärts! wie können nun gerade diese an einer besonderen Stelle einer Schläfenwindung, die von einem Gemälde ausgehenden dagegen im Okzipitallappen sich gleichsam ablagern? Welcher Museumsdirektor verteilt da seine Bildersammlung nach sachlichen Gesichtspunkten? Ist's dennoch wieder das Fräulein Doktor Allwissend, die aristotelische Entelechie?

Der Mechanist konstruiert so. Aus jeder Stelle des Stammhirns, in dem die Sinnesflächen sich unmittelbar spiegeln (d), strahlen Bahnen in alle Regionen des Großhirns, so daß z. B. die einzelnen Punkte der Netzhaut sowohl im Frontal- als im Hinterhaupthirne als auch in den verschiedenen Schläfenwindungen Vertretung finden; dagegen besitzt jedes motorische Zentrum in einem einzelnen Hemisphärendistrikt sein geschlossenes Reich. So gibt es denn z. B. nur ein Gebiet, wo akustische Eindrücke Gelegenheit finden, gerade mit Sprechbewegungen sich zu assoziieren; und indem das Kind Vorgesprochenes nachspricht, gewöhnen sich unter allen Klängen gerade die Wortklänge an den Weg vom Stammhirne zu der mit der dritten Stirnwindung ein Arbeitssystem bildenden ersten Temporalwindung. Hört nun der Abc-Schüler gleichzeitig mit der Perzeption den Lettern beständig die bekannten Laute, dann saugt unter sämtlichen Kanälen des Gesichtsfeldes eben der in die Schläfe abgeleitete die Buchstabenbilder an sich; und es entsteht ein Lesezentrum (Stricker). So aber kann es weiter gehen; märchenhaft wie es klingen mag, wäre es doch nicht undenkbar, daß neue Gewöhnungen der Sprechorgane, mit neuen

Wortbildern verkittet, innerhalb der größeren Zentren besondere kleine schüfen, daß z. B. im Schläfenhirne eine eigene englische Sprachinsel entstände, die für sich erkranken könnte; freilich wird es sich ja, wenn wir von einem Patienten lesen, der just die englische Sprache und nur diese plötzlich verlernt hat (Taine), bloß um den Verlust gewisser Elemente handeln, der den Zusammenhang des fremden Sprechens zerreißt. — In ähnlicher Weise denken wir uns im Hinterhaupt jenes Zusammenspiel optischer und okulomotorischer Vorgänge lokalisiert, das die rohen Farbeindrücke zu plastischen Gestalten macht; und die „Seelenblindheit" ist begriffen. — So fahre man fort, bis man das ganze Großhirn in Bezirke gegliedert hat. Derjenige aber, von dem aus die Hirnarterien innerviert werden (es ist vielleicht das Stirnhirn), wird zur Denkprovinz (g).

γ) Noch seltsamer wäre es, wenn das Organ der Assoziationen eine Art von zeitlicher Schichtung kennen sollte, den Jahresringen der Bäume vergleichbar. Und dennoch scheinen Tatsachen auf solche Spur zu führen; Forscher wie Semon gehen ihr nach. Wie steht es damit?

Daß müde und traurige Zeiten in der Erinnerung gerne zurücktreten, wäre nicht verwunderlich, da sie ihre Eindrücke von Anfang minder tief eingraben (α). Daß die frühen Jahre fester im Gedächtnis haften als die späten, erklärt sich aus der häufigeren Einübung ihrer Inhalte; denn nicht nur bei bewußten Gedanken steigen ja die alten Bilder auf; in jedem Ichmomente jagen zahlreiche Vorstellungen hastig und deshalb im einzelnen ununterscheidbar an uns vorbei (i); solche automatische Hetze aber übt doch immerfort die Konstellationen wieder ein, ohne daß wir's wissen; im Laufe des Lebens wächst, von immer frischen Erlebnissen genährt, unmerklich hervor, was wir unsere Persönlichkeit nennen; allein der ursprüngliche Schatz bleibt, am öftesten erneuert, schließlich dennoch der sicherste Besitz und behauptet sich auch im vergeßlichen Alter. — Das begreift sich zur Not. Wie aber steht es mit jenen Fällen, wo ganz bestimmte Zeiträume wie mit einem Messer aus dem Gedächtnis herausgeschnitten werden? Nötigen die nicht doch schließlich zu der verzweifelten Hypothese der Jahresringe im Gehirne? Ich glaube nicht. Man kann sie sich nach Analogie der alternierenden Bewußtseinszustände zurechtlegen. Das alle Vorstellungen begleitende Ichbewußtsein, das sich im normalen Leben allmählich wandelt (i),

verändert sich abrupt; und manche unter den früheren Zuständen geben mit ihm kein Zusammenspiel mehr; die Persönlichkeit spaltet sich temporal. Einen Ansatz dazu bietet bereits jenes Erinnern des Säufers von Rausch zu Rausch, das durch den nüchternen Zustand unterbrochen wird.

n) Die Affekte sind uns Komplexe von Organempfindungen, hauptsächlich wohl solchen, die von Adern, Drüsen und Eingeweiden ausgehen, mit starker Gefühlsbetonung. Gegen diesen Kern der schon von Cartesius angedeuteten, jüngst von James, Lange, Ribot ausgebauten Hypothese ist natürlich kein Einwand, daß die den Affekt für gewöhnlich begleitende Motorik der Aderwände oder Drüsen vorhanden sein, der Affekt selber aber fehlen kann (Oesterreich). Die Tränendrüsen sondern dann eben ab, die Arterien schwellen, aber die bei Gesunden an diese Vorgänge sich schließenden Empfindungen bleiben aus. Noch weniger sprechen wider unsere Auffassung die Tiere, denen der Weg zwischen Gehirn und Viszeralapparat zerschnitten ist und die dennoch fauchen und beißen, wenn man sie reizt (Sherrington; Elliott); denn niemand kann ja wissen, ob den Bewegungen der zugehörige Affekt hier nicht völlig fehlt. Dennoch glaube ich nicht, daß die Hypothese von Lange und James glücklich gefaßt ist. Denn nicht deshalb zürnt der Zornige, weil ihm die Adern schwellen; sondern er zürnt, weil eine Vorstellung ihn ärgert; darin hat die wildgewachsene Psychologie ganz recht. Aber das Wesen des Zürnens besteht in einer besonderen Gruppierung von Organempfindungen, deren eine von der Arterienerweiterung Kunde gibt. Dieser Komplex schließt sich auf der Seelenseite unmittelbar jener Psychadenreihe an, die in aufregenden Bildern und den Volitionen des Angriffs verlief. Physiologisch aber ausgedrückt führt jene Hirnkonstellation, die der feindlichen Vorstellung entsprach, unter anderen Organveränderungen auch die Erweiterung der Kopfschlagadern herbei, deren seelischer Ausdruck der Zorn war.

o) In den niederen Regionen der Seele folgen Psychaden einander nach den Regeln der Assoziation und Reproduktion (c). Der „Geist“ ordnet sie nach Prinzipien. Welcher Art das ordnende Prinzip sei, ob Kategorie (beim Denken) oder Gestaltqualität (bei der Fantasie) oder Zweckvorstellung (beim Wollen): das ist psychophysisch minder bedeutsam. Dringend dagegen werden drei Fragen.

α) Erstlich: wie parallelisiert man die Prinzipien selber? Sie bestehen uns samt und sonders im wesentlichen aus Volitionen. Bei der Zweckvorstellung ist es ohne weiteres deutlich; über Gestaltqualitäten sprachen wir (f, β, l); auch über Gleich und Ungleich (h) und über Erwartungen (g). Die Ursachkategorie ist uns nichts als jenes das „Ich“ konstituierende Kraftbewußtsein (i, α), das sich mit dem Bilde von beliebigen Vorgängen verkettet (i, γ). Und so ist das Erlebnis des Begriffs überhaupt, dessen Auftreten beim Erscheinen eines Bildes das Wesen der Apperzeption ausmacht, eine „Stellungnahme“; man verbindet Eindrücke oder Vorstellungen einerseits mit Wortklängen, anderseits mit kategorialen Volitionen und richtet sich innerlich entsprechend den durch solches Signal erteilten und seit der Kindheit viel geübten Weisungen ein.

β) Aber woher nun der eigentümliche Zusammenhang der Gedanken-, Fantasie- und Willenserlebnisse untereinander, den die bloße Assoziation von Komplexen mit besonderen Volitionen (α) ja noch nicht gewährleisten würde? — Wir antworten in Übereinstimmung mit den meisten Denkpsychologen der Gegenwart: eine Aufgabe wird während des ganzen Prozesses festgehalten; an eine einheitliche Idee also kristallisieren sich sämtliche Psychadenreihen an, von ihr gehen sie aus, zu ihr kehren sie zurück; einerlei ob da ein dauerndes Ziel des Wünschens vorschwebt, das die verfügbaren Bilder möglicher Mittel der Reihe nach heranlockt; oder ob eine Form wartet, bis die Schar drängender Inhalte ihr sich schmiegt; oder endlich, ob ein Begriff das Seelenleben staut, bis die ihm entsprechende Gruppierung von Vorgängen sich vollzogen hat. In allen Fällen werden gewisse psychische Gebiete dauernd von der Aufmerksamkeit (g) beleuchtet; wenn ein Gleichnis hier erlaubt ist: bestimmte Felder sind von Scheinwerfern bestrichen, die jeden Gegenstand erfassen, sobald er sich der hellen Zone nähert. Das also ausgezeichnete Reich wird stets durch eine während des Gesamtvorganges im Geiste anwesende, wiewohl oft ins Unterbewußtsein fallende Psychadenreihe charakterisiert, deren leibliche Wirksamkeit Gross gut als sekundäre Hirnfunktion beschrieben hat.

γ) Wie aber gewinnt die so zusammengeschlossene geistige Reihe zugleich objektiven Sinn? kann irgend eine Hirnmaschinerie verbindliche Gültigkeiten abbilden? Das kann sie an sich natürlich niemals. Aber gewisse Arten zu urteilen und zu schließen, will sagen besondere Formen motorischer Reaktion unter sehr

vielen an sich möglichen, hat sich die Menschheit im Laufe ihrer Entwicklung langsam anerzogen; und jedem einzelnen Menschenkinde erzieht Haus und Schule sie täglich an; es sind die bewährten und immer neu sich bewährenden, die arterhaltenden Weisen des Denkens. Es handelt sich da grundsätzlich um nichts Anderes als um die Abrichtung zu verwickelten Muskelbewegungen; daß hier die Innervationen zustande kamen, bei den Denkungen (a) noch nicht einmal Ansätze dazu, oder doch höchstens Ansätze, macht den eigentlichen Unterschied aus. Und so gut wie angeborene Zwangsreaktionen auf äußere Reize, gibt es solche auf seelische Anregungen: die „apriorischen“ Denknotwendigkeiten.

Sie sind als Artinstinkte aufzufassen; daß sie das „Richtige“ treffen, verdanken sie der lebensfördernden Macht des „Richtigen“; eine Menschenart, die sich gewöhnte widerspruchsvoll zu denken oder kausale Ketten willkürlich zu zerreißen, müßte zugrunde gehen. Das höhere Tier schon vereinigt Psychaden zu solchen „Wahrnehmungen“, wie sie geeignet sind, ihm durch seine Umwelt zu helfen; und auch der Mensch urteilt, schließt, bildet Begriffe so, daß er bestehen kann. Denkakte aber, die nach den vererbten und unserem Leben notwendigen Regeln ablaufen, nennen wir gültig, logisch, wahr. — In dieser Beleuchtung wird die Psychologie auch noch des Denkens selber zu einer biologischen Disziplin und unterliegt den Grundfiktionen der Biologie.

Literaturverzeichnis

(Die fettgedruckten Nummern gehen auf die Paragraphen.)

RICHARD ALTMANN, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen (1890) (**11**).

ARISTOTELES, Φυσικα, II 8 (199) (**12**); VIII 10 (266 f.) (**1**); Περι ψυχης, II 1 (412) (**12**, **18**); Περι γενεσεως και φθορας, II 9 (**12**).

SVANTE ARRHENIUS, Das Werden der Welten (1908), S. 195 ff. (**14**).

AUGUSTINUS, De civitate Dei, XIII 3, 14; XXII, 14; De nuptiis et Concupiscentia, II 5; Contra sec. Juliani responsionem, II 56, 179; IV 104; V 12; Sermo 257 (**10**).

KARL ERNST VON BAER, Reden und kleinere Aufsätze, I (1864), S. 57; II (1876), S. 68, 83, 232, 244, 282 f.. 328 ff., 425, 431 f., 436, 439, 458, 463 (**14**, **15**).

ALEXANDER BAIN, Mind and body (1873), S. 109 ff. (**7**; **19, c**).

W. BATESON, Problems of genetics (1913), S. 39 f. (**4**); 71 (**8**).

SIEGFRIED BECHER, Über doppelte Sicherung, heterogene Induktion und assoziativen Induktionswechsel (Zool. Jahrb., Suppl. 15, III (1912), S. 559 (**4**).

MORITZ BENEDIKT, Kristallisation und Morphogenesis (1904), bes. S. 47 ff. (**4**).

HANS BERGER, Über die körperlichen Äußerungen psychischer Zustände I (1904), S. 168 (**19 f**, γ).

J. FR. BLUMENBACH, Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte (1781), S. 12 ff. (**12**, **17**).

JOH. ALFONS BORELLI, De motu animalium II (1681), S. 30, 57 (**16**).

FRANZ BRENTANO, Psychologie vom empirischen Standpunkte (1873), S. 266 (**19, k**).

ERNST BRÜCKE, Sitzungsberichte der kais. Ak. der Wiss. zu Wien, Math.-phys. Kl. 44, 2 (1861, herausg. 1862), S. 381 ff. (**11**).

BUFFON, De la nature, I; Des animaux, II (Oeuvres choisies, I [1843], S. 56 f., 123 ff., 133 f., 145 ff.) (**11**).

BUTLER, Life and habit (1878), S. 133 ff. (**12**); 169 f. (**14**).

CARTESIUS s. DESCARTES.

W. K. CLIFFORD, Mind 3 (1873), S. 65 (**18**).

ADOLF COHEN-KYSPER Die mechanistischen Grundgesetze des Lebens (1914) (**8**).

C. CORRENS und R. GOLDSCHMIDT, Verh. der Gesellsch. deutscher Naturforscher und Ärzte, 84. Vers. (Allg. T., herausg. 1913), S. 155 ff., 180 ff.; Die Vererbung u. Bestimmung des Geschlechts (1913), S. 101 ff. (**10**).

CHARLES DARWIN, The origin of species, pass. (**14**); Life and letters (1887) III, S. 44, 78, 82 ff., 120 (**10**).

ERASMUS DARWIN, Zoonomia (dtsch. v. BRANDIS, 1795) I, 2, S. 452 (**14**).

R. DESCARTES, Fundamenta physices (Ausg. 1644), 8; 10, S. 153 f. (**16**); S. 208 f. (**10**); Principia philosophiae IV, 190 (**19, n**).

PROSPER DESPINE, De la folie au point de vue philosophique (1875), S. 224, 240 (**19, d**).

HUGO DE VRIES, Intrazelluläre Pangenesis (1889) (**10**).

HANS DRIESCH, Entwicklungsmech. Studien 1 (Ztschr. f. wiss. Zool. 53 [1892]), S. 167; 6 (ib. 55 [1893]), S. 34 ff.; Analytische Theorie der organischen Entwicklung (1894); Arch. f. Entwicklgsmech. 8 (1899), S. 68 ff. (**10**); 14 (1902), S. 247 ff. (**11**); Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft (1893), S. 9 ff. (**8**); Die organischen Regulationen (1901), S. 170 ff. (**10**); S. 178 ff. (**12**); Philosophie des Organischen (1909), I, S. 52 ff. (**10**); II, S. 181 (**18**); S. 314 ff.; Kantstud. 16 (1911), S. 13, 19 (**9**); Die Seele als elementarer Naturfaktor (1903), S. 66, 83 (**17**); Der Begriff der organ. Form (1919), S. 82 (**19, e**).

J. DÜESBERG, Anat. Hefte, Abt. II, 20, 2 (1912), S. 567 ff. (**11**).

HERMANN EBBINGHAUS, Grundzüge der Psychologie I (1902), S. 689 (**19, f, γ**).

RUDOLF EISLER, Der Zweck (1914), S. 18, 47, 94, 115; Das Wirken der Seele (1909), S. 17, 22 ff. (**15**).

ELLIOTT, zit. nach R. METZNER, Einiges vom Bau u. den Leistungen des sympathischen Nervensystems (1913; in d. Sammlg anat. u. physiol. Vorträge u. Aufs., herausg. v. GRUPP u. TRENDELENBURG, II), S. 18 ff. (**19, n**).

SIGMUND EXNER, Entwurf zu einer physiolog. Erklärung der psychischen Erscheinungen (1894), S. 208 ff. (**19, f, γ**).

G. TH. FECHNER, Die Tagesansicht gegenüber der Nachtansicht (1879), S. 247; Wissensch. Briefe, hersg. von PREYER (1890), S. 221 f. (**18**).

EMIL FISCHER, Transmutationen der Schmetterlinge infolge Temperaturänderungen (1895) (**10**).

PAUL FRAISSE, Biol. Zentralbl. 3 (1883/4), S. 624 ff.; Die Regeneration von Geweben und Organen (1885), S. 146 (**11**).

JUSTUS GAULE, Kritik der Erfahrung vom Leben I (1906), S. 216, 223, 249, 254, 279 ff. (**8**); S. 21 (**9**); II (1909), S. 1 ff. (**11**); Pflügers Archiv 87 (1901), S. 473, 538, 552 (**5**).

GEOFFROY S-HILAIRE, Lettre sur quelques points du mémoire ayant pour titre: De la conformité organique dans l'échelle animale (1831) (**11**).

KARL GOEBEL, Pflanzenphysiologische Schilderungen I (1889), S. 15 ff. (**10**).

W. GOETHE, Bildung und Umbildung organischer Naturen (Bd. 32 der Ausg. von 1868), S. 3 ff., 259 (**9, 12**); Die Metamorphose der Pflanzen, § 86; Über die Spiraltendenz (S. 156); Erster Entwurf einer allgemeinen Einl. i. d. vergl. Anatomie, bes. S. 214 ff.; vgl. das Gedicht: „Metamorphose der Tiere" (**12, 14**).

ALFRED GOLDSCHEIDER, Ges. Abhandlungen II (1898), S. 33 ff., 53, 94 f. (**19, a**).

GOLDSCHMIDT, s. CORRENS.

OTTO GROSS, Die zerebrale Sekundärfunktion (1902) (**19, o, β**).

WILHELM HAACKE, Gestaltung u. Vererbung (1893), S. 117 ff. (**6**); S. 49, 121; Biolog. Ztrbl. 14 (1894), S. 521 (**8**).

GOTTLOB HABERLANDT nach Ref. in Naturw. Wochensch. 14 (1899), S. 287 ff. (**10**).

ERNST HAECKEL, Generelle Morphologie der Organismen (1866), II, S. 180 ff. (**14**).

VALENTIN HAECKER, Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz (1914), S. 63 ff.; Zeitschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre 8 (1912), S. 43; Biolog. Zentralbl. 36 (1916), S. 450, 467 f.; Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (1918), S. 174 ff., 312 ff. (**10, 12**).

EDUARD V. HARTMANN, Philos. des Unbewußten (4. A., 1872); Wahrheit u. Irrtum im Darwinismus (1875), S. 165 ff.; Das Unbewußte vom Standpunkte der Physiologie u. Deszendenztheorie (1872), S. 214; 2. A. (1877), S. 262 ff., 287, 299 f.; Das Problem des Lebens (1906), S. 383 (**15**).

HELMONT, s. RÁDL, Geschichte der biolog. Theorien in der Neuzeit (1913), S. 197 (**16**).

KURT HERBST, Arch. f. Entwicklungsmech. 2 (1896), S. 544 ff.; 9 (1900), S. 291; Formative Reize in der tierischen Ontogenese (1901), S. 38 ff. (**10**).

EWALD HERING, Almanach der kais. Ak. der Wiss. zu Wien, 20 (1870), S. 253 ff. (**12**).

OSKAR HERTWIG, Die Zelle u. die Gewebe, II (1898), S. 77 (**6**); S. 73 ff., 143 ff.; Zeit- u. Streitfragen der Biologie, I (1894), S. 132; Allg. u. experimentelle Morphologie u. Entwicklungslehre (Kultur der Gegenwart III, 4, 2 [1913]), S. 164 ff.; Das Werden der Organismen (1916), S. 144, 161 (**11**); S. 185 ff. (**14**).

RICHARD HERTWIG, Biolog. Ztrbl. 32 (1912), S. 1 ff., 17 ff., 79 f. (**10**).

WILHELM HIS, Unsere Körperform (1874) (**12**).

HARALD HÖFFDING, Ann. f. Naturphilosophie 7 (1908), S. 148; Der menschliche Gedanke, seine Formen und seine Aufgaben (1911), S. 240 (**9**); S. 50 (**19, f**, β).

S. J. HOLMES, Journal of experim. Zoology 4 (1907), S. 419 ff. (**8**).

HUXLEY, nach W. T. SEDGWICK u. E. B. WILSON (Einf. in die allg. Biologie (dtsch. 1913), S. 2 in Encycl. Brit. sub „Biology" (in der mir zugänglichen Ausgabe nicht zu finden) (**4**).

WILLIAM JAMES, The principles of psychology, II (1890), S. 449 ff. (**19, n**).

H. S. JENNINGS, Journal of exper. Zoology 3 (1906), S. 449 (**19, g**).

PAUL KAMMERER, Arch. f. Entwicklungsmech. 36 (1913), S. 4 ff. (**10**).

IMMANUEL KANT, Kritik der Urteilskraft (**15**).

MAX KASSOWITZ, Welt, Leben, Seele (1908), S. 129 f. (**19, c**).

FRANZ KEIBEL, Anat. Hefte II, 7 (1897), S. 722 ff. (**14**).

LUDWIG KLAGES, Die Probleme der Graphologie (1910), S. 114 (**19, f**, γ).

GEORG KLEBS, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen (1903), S. 35 ff., 71 ff.; Biolog. Zentrbl. 24 (1904), S. 259, 296; Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen (Sitzungsberichte der Heidelb. Akad., 1913) (**10**).

ALBERT KÖLLIKER, Zeitschr. f. wissensch. Zool. 14 (1864), S. 174 ff. (**14**).

JEAN LAMARCK, Philosophie zoologique, I (1809, Ausg. v. 1873), S. 3 (**5**); S. 371 (**6**); pass. (**12, 14**).

CARL LANGE, Die Gemütsbewegungen, 2. A. (1910), S. 53 ff. (**19, n**).

FELIX LE DANTEC, La stabilité de la vie (1910), S. 20 (**8**).

StEPH. LEDUC, Théorie physico-chimique de la vie et générations spontanées (1910), S. 76 ff., 109, 145 ff. (**4**).

OTTO LEHMANN, Flüssige Kristalle u. die Theorien des Lebens (2. A., 1908), S. 50 ff. (**4**).

G. W. LEIBNIZ, „La monadologie" (Philos. Schr., hersg. v. GERHARDT, VI), S. 618 (**5**); Principes de la nature et de la grâce (1712; ib.), S. 601 (**10**).

HEINRICH LEVY, Über die apriorischen Elemente der Erkenntnis, I (1914), S. 17 ff., 23, 79 (**1**).

THEODOR LIPPS, Vom Fühlen, Denken u. Wollen (1912), S. 21, 122 ff. (**19, i**, α).

JACQUES LOEB, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie u. vergl. Psychologie (1899), S. 133; Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen (1906), S. 1 ff., 169, 249 f. u. passim.; The mechanistic conception of life (1912), S. 3, 14, 23 ff. (**4**); Untersuchungen zur physiolog. Morphologie der Tiere, I (1891), S. 34 ff. (**10**); Die Tropismen (Wintersteins Hdb. IV [1910]), S. 452 (**16**).

OSKAR LOEW, Die chemische Energie der lebenden Zelle (1899); Die chemische Ursache des Lebens (mit TH. BOKORNY [1881]), S. 19 f. (**6**).

HERMANN LOTZE, Leben, Lebenskraft (in WAGNERS Handwörterb. der Physiologie, I [1842]); Allg. Physiologie des körperlichen Lebens (1851), S. 27 ff., 35 (**17**).

MAC CLUNY, cit. bei CH. S. MINOT, Moderne Probleme der Biologie (1913), S. 77 ff.; E. B. WILSON, Journ. of exp. Zool. 3 (1906), S. 11; TH. MORGAN, Heredity and sex (1913), S. 50 (**10**).

ERNST MACH, Beiträge zur Analyse der Empfindungen (1886), S. 56 f., 68 (**19, a**); S. 109 (**19, g**); Erkenntnis u. Irrtum (1905), S. 19 (**19, f**, γ).

MALEBRANCHE, Entretiens sur la métaphysique (1687), XI (Oeuvres, ed. SIMON [1846], I, S. 249) (**5**); X, 3; XI, 6 ff. (**10**).

FR. MEVES, Arch. f. mikrosk. Anat. 72 (1908), S. 816 ff.; 75 (1910), S. 642 ff.; 85 (1914), I, S. 279 ff. (**11**).

THEODOR MEYNERT, Klinische Vorlesungen über Psychiatrie (1890), S. 15 (**19, d**), S. 5 ff., 40 ff. (**19, g**).

H. MIEHE, Allg. Biologie (1915), S. 111 (**14**).

JOHN STUART MILL, A system of logic, II (1843), S. 502 f. (**18**).

T. H. MORGAN, The American naturalist 44 (1910), S. 480 ff. (**10**); S. 450 f. (**11**); Heredity and sex (1913), S. 40 ff., 50 ff., 232 (**10**).

FRITZ MÜLLER, Für Darwin (1864), S. 75 ff. (**14**); Werke, Briefe u. Leben, I, 2 (1915), S. 858 (Aus „Kosmos“ 8 [1880/1]) (**11**).

RICHARD MÜLLER-FREIENFELS, Annalen der Philosophie 2 (1919), S. 270 ff. (**9**); Archiv f. d. ges. Psychologie 27 (1913), S. 391 (**19, k**).

MAX MÜNDEN, Der Chthonoblast (1907) (**11**).

HUGO MÜNSTERBERG, Grundzüge der Psychologie, I (1900) (**19**); Beiträge zur experimentellen Psychologie, IV (1892), S. 221 ff. (**19, f**, γ); Psychotherapy (1909), S. 101 (**19, k**).

ADOLF NAEF, Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte (1917) (**5**).

KARL V. NÄGELI, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre (1884), S. 23 ff. (**10**); S. 598 (**19, f**, γ).

RICHARD NEUMEISTER, Betrachtungen über das Wesen der Lebenserscheinungen (1903), S. 27 (**6**).

FRITZ NOLL, Über heterogene Induktion (1892) (**7**).

JOSEF NUSBAUM, Vorträge u. Aufsätze zur Entwicklungsmech. der Organismen, herag. v. ROUX, 17 (1912) (**11**).

KONSTANTIN OESTERREICH, Die Phänomenologie des Ich, I (1910), S. 316 ff. (**19, i**); S. 51 ff.; Journal f. Psychologie u. Neurologie 9 (1907), S. 15 ff. (**19, n**).

LORENZ OKEN, Lehrbuch der Naturphilosophie, III (1811), S. 237 (**14**).

WOLFGANG OSTWALD, Grundriß der Kolloidchemie (1909), S. 411, 467, 485 (**6**).

PARACELSUS, s. RÁDL, Geschichte der biologischen Theorien in der Neuzeit (1913), S. 89 (**16**).

AUG. PAULY, Darwinismus u. Lamarckismus (1905) (**18**).

EDUARD PFLÜGER, Pflügers Arch. 10 (1875), S. 301 ff. (**11**).

PLATON, Philebus 31 (**19, f**, γ).

HENRI POINCARÉ, Revue de métaph. et de morale 3 (1895), S. 632 ff.; Der Wert der Wissenschaft (dtsch. 1906), S. 26—105; Letzte Gedanken (dtsch. 1913), S. 39 ff. (**1**).

HANS PRZIBRAM, Berichte der Senckenbergschen Naturforsch. Gesellsch., 42 (1911), S. 139 (8).

QUINCKE, Drudes Ann. d. Phys. 7 (1902), S. 640 ff. (4).

EM. RÁDL, Geschichte der biolog. Theorien in der Neuzeit (1913), S. 213 (16).

AUGUST RAUBER, Ontogenese als Regeneration betrachtet, II (1909), S. 49 (8).

LUDWIG RHUMBLER, Zellenmechanik u. Zellenleben (76. Naturforscher-Vers. [1904], S 88 ff.); Anat. Hefte, II, 15 (1905), S. 38 (4).

Th. RIBOT, La psychologie des sentiments (1896), S. 6 (19, f, γ); S. 113 (19, n); Psych. de l'attention (1889) (19, n).

RICHTER, vgl. PREYER, Naturwiss. Tatsachen u. Probleme (1886), S. 42 ff. (14).

G. RICKER, Grundlinien einer Logik der Physiologie als reiner Naturwissenschaft (1912), S. 19 ff., 68 ff., 74 ff., 83 ff., 100 f., 110 ff. (4).

J. B. ROBINET, Vue philosophique de la gradation naturelle des formes de l'être (1768), S. 2 (5).

WILH. ROUX, Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik (1895), I, S. 278 ff., 461 ff. u. pass. (7); S. 395, 408; II, S. 76 ff.; Die Selbstregulation (Nova Acta, 1914), S. 9 f., 86 (8); 7. internat. Zoologenkongreß von 1907 (Sonderdruck 1909), S. 18; Verh. des naturforsch. Vereins zu Brünn, 49 (1911), S. 302 ff.; (11); S. 285, 294 (13); Ges. Abh. II, S. 3, 16 (13); I, S. 331 ff.; Die Selbstreg., S. 21 ff., 35 ff., 73 (16).

JULIUS SACHS, Ges. Abh. über Pflanzenphysiologie, II (1893) S. 1160 ff.; Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (1882), S. 633 (10).

KARL SCHAFFER, Suggestion u. Reflex (1895), S. 104 (19, f, γ).

JULIUS SCHAXEL, Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie (1919), S. 76, 142; Über die Darstellung allgemeiner Biologie (1919), S. 11, 18 (8, 9); Verhandl. der Deutschen Zool. Gesellsch. 24 (1914), S. 122 ff. (11).

G. SCHLATER, Biolog. Zentralbl. 16 (1896), S. 691 f. (11).

EUGEN SCHULTZ, Prinzipien der rationalen vergl. Psychologie (1910), S. 207 f. (12); S. 190; Verh. des 8. internat. Zoologen-Kongresses 1910 (hersg. 1912), S. 888 ff. (4); Biolog. Zentralbl. 25 (1905), S. 465 ff.; Vorträge u. Aufsätze zur Entwicklungsmech. der Organismen, hersg. v. ROUX, 4 (1908) (11).

JULIUS SCHULTZ, Die drei Welten der Erkenntnistheorie (1907), S. 33 ff. (9); Die Maschinentheorie des Lebens (1909), pass. (11, 16); S. 27 (8); S. 27 ff., 58 ff. (15); Psychologie der Axiome (1899), S. 46 f., 53 (19, f, β); Arch. f. d. ges. Psychol. 31 (1914), S. 69 ff. (19, k).

RICHARD SEMON, Die Mneme (1904) (12); Die mnemischen Empfindungen (1909), S. 162 (19, m, γ).

KARL SEMPER, Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere, I (1880), S. 191 ff. (10).

CHARLES SHERRINGTON, The integrative action of the nervous system (1906), S. 259 ff. (19, n).

HERBERT SPENCER, The principles of biology I (1864), S. 191, 262, 432 ff.; II (rev. A., 1899), S. 537 (7, 8); I, S. 183 (11); First principles (3. A., 1870), S. 312 ff., 330 ff., 360, 362, 371 f., 380 (14); The principles of psychology, I (1864), S. 149 ff. (18); II (1867), S. 151 f. (19, e).

GEORG ERNST STAHL, Theoria medica vera (1708): Physiologia (1707), S. 249 (12, 17); De mechanismi et organismi diversitate (1706), S. 29, 34, 43 f., 51; De vera diversitate Corporis mixti et vivi (1707), S. 31 (17).

STANDFUSS, nach Ref. im Biolog. Ztrbl. 19 (1899), S. 75 ff. (10).

WILLIAM STERN, Person u. Sache, I (1906), S. 120, 125 (**9**).
ADOLF STÖHR, Letzte Lebenseinheiten (1897) (**11**).
E. STORCH, Versuch einer psychophysiologischen Darstellung des Bewußtseins (1902) (**19, l**).
FRIEDRICH STRECKER, Das Kausalitätsprinzip in der Biologie (1907), S. 78 f., 100 f. (**4**).
SALOMON STRICKER, Studien über Sprachvorstellungen (1880), pass. (**19, l**); S. 41 (**19, m, β**).
JOH. SWAMMERDAM, Miraculum naturae (1672), S. 21 f. (**10**).
HIPPOLYTE TAINE, De l'intelligence I (1870), S. 202 ff. (**18**); S. 174 (**19, m, β**).
G. TARDE, L'opposition universelle (1897), S. 18 (**19, f, γ**).
W. THOMSON, vgl. PREYER, Naturwiss. Tatsachen u. Probleme (1880), S. 42 ff. (**14**).
JAKOB V. UEXKÜLL, Leitfaden in das Studium der exper. Biologie der Wassertiere (1905), S. 9; Neue Rundschau 1908, S. 696 (**4**).
HANS VAIHINGER, Die Philosophie des Als-Ob (1911), S. 41 f., 297 ff. (**1**); S. 143 ff., 604 ff. (**2, 5**).
MAX VERWORN, Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiolog. Abt., 1900, Suppl., S. 152 ff.; Die Biogenhypothese (1903) (**11**).
TITO VIGNOLI, Über das Fundamentalgesetz der Intelligenz im Tierreiche (dtsch. 1879), S. 59 ff. (**14**).
HERMANN VÖCHTING, Über Organbildung im Pflanzenreich (I, 1878, II, 1884); Biolog. Zentralbl. 17 (1886), S. 299 ff.; 25 (1893), S. 166; 31 (1897), S. 396, 465 ff. (**10**).
RICHARD WAHLE, Gehirn u. Bewußtsein (1884), S. 37 ff. (**19, l**).
AUGUST WEISMANN, Das Keimplasma (1892); Aufsätze über Vererbung (1892) S. 205 ff., 436, 711; Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize (1894) (**10, 12, 13**).
KARL WERNICKE, Grundriß der Psychiatrie (2. A., 1906), S. 108 f. (**19, i, β**).
JULIUS WIESNER, Sitzungsberichte der K. Akad. der Wiss. zu Wien, math.-phys. Kl. 93, 1 (1886), S. 65 ff.; Die Elementarstruktur u. das Wachstum der lebend. Substanz (1892), S. 75 ff. (**11**).
E. B. WILSON, Journ. of Morphology 8 (1893), S. 587 ff.; Journ. of exp. Zool. 3 (1906), S. 11; 6 (1909), S. 69 ff.; 147 ff. (**10**).
CASPAR FRIEDRICH WOLFF, Theoria generationis (1759), pass. (**10**); S. 106 (**12**); S. 12, 65, 73, 81 (**17**).
GUSTAV WOLFF, Beiträge zur Kritik der Darwinschen Lehre (1898), S. 67; Arch. f. Entwicklungsmech. 12 (1901), S. 310 ff.; Arch. f. mikrosk. Anat. 63 (1904), S. 1 ff. (**11**).
WILHELM WUNDT, Einführung in die Psychologie (1911), S. 108; Kleine Schriften, II (1911), S. 92; Die Philos. im Beginn des 20. Jahrhunderts, I (1904), S. 38 (**18**).

Beiträge zur Naturdenkmalpflege

Herausgegeben von H. Conwentz

Bis jetzt liegen vollständig vor:

Band I: Berichte über die Staatliche Naturdenkmalpflege in den Jahren 1906 bis 1909, sowie über die I. und II. Konferenz für Naturdenkmalpflege. Die Naturdenkmalpflege in Dänemark. Referate über das Gesetz gegen die Verunstaltung von Ortschaften und landschaftlich hervorragenden Gegenden vom 15. Juni 1907 und über Naturschutzparke. Anlagen: einschlägige Gesetze, Erlasse und Verordnungen. Mit 36 Abbildungen und 1 Tafel. Geheftet 26 Mk.

Band II: Die erratischen Blöcke im Regierungsbezirk Danzig mit botanischen Beiträgen. Berichte über die Eröffnung der Staatlichen Stelle in Berlin und über die III. und IV. Konferenz. Erhebungen über das Vorkommen des Schwarzstorchs und Fischreihers in Preußen. Geschichte der Naturdenkmalpflege in Schweden. Schutz der Naturdenkmäler in Norwegen u. a. m. Mit 47 Textabbildungen und 2 Tafeln. Geheftet 36 Mk.

Band III: Das Plagefenn bei Chorin. Ergebnisse der Durchforschung eines Naturschutzgebietes der Preußischen Forstverwaltung. Mit 25 Textabbildungen und 3 Tafeln. Geheftet 48 Mk.

Band IV: Bericht über die V. und VI. Konferenz. Denkschrift über den Schutz der Natur Spitzbergens. Mit Karte. Die geologischen Naturdenkmäler des Riesengebirges. Bericht über die Naturschutzsitzung beim russischen Naturforscherkongreß in Tiflis 1913 u. a. m. Mit 57 Textabbildungen und 2 Tafeln. Geheftet 34 Mk.

Band V: Die Pflanzenschutz- und Schongebiete in Bayern. Bericht über die VII. Konferenz. Denkschrift über die Notwendigkeit der Schaffung von Moorschutzgebieten. Das staatliche Vogelschutzgebiet an der alten Weichselmündung bei Neufähr unweit Danzig. Wandlungen der schlesischen Tierwelt in geschichtlicher Zeit. Mit 19 Textabbildungen und 1 Tafel. Geheftet 50 Mk.

Band VI: Bericht über die VIII. Konferenz. Die Seefelder bei Reinerz. Bericht über die Falz-Fein-Sitzung. Zur Reform des Vogelschutzrechtes. Sicherung der Naturdenkmäler bei der Kultivierung der Ödländereien. Ursprüngliches in der warmblütigen Tierwelt der Kriegsgebiete. Bericht über die IX. Konferenz. Mit 19 Textabbildungen und 1 Tafel. Geheftet 90 Mk.

Band VII: Das Recht der Naturdenkmalpflege in Preußen von Landgerichtsrat Dr. B. Wolf, Justitiar der Staatlichen Stelle für Naturdenkmalpflege in Preußen. Geheftet 75 Mk.

Naturdenkmäler
Vorträge und Aufsätze

Band 1

mit 11 Textabbildungen und 4 Tafeln

Geheftet **16 Mk.** in Ganzleinen gebunden **20 Mk.**

Heft 1 Professor Dr. Heymons, Professor Dr. Kolkwitz, Professor Dr. Lindau, Geheimer Regierungsrat Professor Dr. P. Magnus (†), Dr. Ulbrich: Richtlinien zur Untersuchung der Pflanzen- und Tierwelt besonders in Naturschutzgebieten. Mit 8 Textabbildungen.
„ 2 Professor Dr. M. Braeß, Dresden: Die Raubvögel als Naturdenkmäler.
„ 3 Dr. H. Klose: Unsere erratischen Blöcke. Mit einem Titelbild.
„ 4 Rechtsanwalt Dr. E. Weise, Dresden: Zur rechtlichen Sicherung von Denkmälern.
„ 5 Georg E. F. Schulz: Vogelschutzgebiete an deutschen Meeresküsten. Mit einem Titelbild und zwei Kartenskizzen.
„ 6 Professor Dr. L. Diels: Naturdenkmalpflege und wissenschaftliche Botanik.
„ 7 Professor W. Bock, Hannover: Das Naturschutzgebiet bei Sababurg im Reinhardswald. Mit einem Titelbild und einer Kartenskizze.
„ 8 Professor Dr. G. Lindau: Schutz den blütenlosen Pflanzen.
„ 9/10 Geheimer Bergrat Professor Dr. W. Branca: Schutz den geologischen Naturdenkmälern. Mit einem Titelbild.

Band 2

mit 3 Textabbildungen und 1 Tafel

Geheftet **20 Mk.**, in Ganzleinen gebunden **25 Mk.**

Heft 11 Professor Dr. Braeß, Dresden: Schutz den heimischen Kriechtieren und Lurchen.
„ 12 Ferd. Tessendorff: Der Drausen bei Elbing, eine Stätte ursprünglicher Natur. Mit 2 Kartenskizzen.
„ 13 Dr. H. Foerster, Barmen: Die Hülse oder Stechpalme, ein Naturdenkmal.
„ 14/15 Professor Dr. C. Hennicke: Schwindende Vogelarten in Deutschland.
„ 16/17 Professor Dr. F. Moewes: Die Mistel.
„ 18/19 Dr. H. Klose: Das westfälische Industriegebiet und die Erhaltung der Natur.
„ 20 Dr. F. Steinecke: Die Zehlau, ein staatlich geschütztes Hochmoor. Mit einem Titelbild.

Band 3

Heft 21 Reg.-Rat Dr. Giannoni: Naturschutz und Verkehr. Mit Titelbild.
„ 22 Dr. Th. Ahrens: Die Nationalparke der Vereinigten Staaten. Mit einer Übersichtskarte.

Preis eines Heftes **2 Mk.**, eines Doppelheftes **4 Mk.**

Abhandlungen zur theoretischen Biologie
herausgegeben von
Dr. Julius Schaxel
Professor an der Universität Jena
Heft 8

Von den Aufgaben der Tierpsychologie

von

Bastian Schmid

Mit 11 Abbildungen im Text

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1921



Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin

Vorwort

Seit Jahren kämpft die Philosophie den Kampf um die Seele. Für die Psychologie ist der Seelenbegriff zu einem Hilfsbegriff geworden, ein seelisches Substrat wird bei aller Anerkennung der Realität des Psychischen abgelehnt.

Die moderne Tierpsychologie geht einen Schritt weiter. Sie verneint nicht nur die Seele, sondern auch psychische Realitäten im Tier und damit sich selbst. Die Grenzen ihrer Weltanschauung sind zugleich ihre Arbeitsgrenzen. Materialistisch gerichtet, begibt sie sich jeglicher Entwicklungsmöglichkeit und übersieht die psychische Geschlossenheit und Einheit des Tieres sowie dessen biologische Beziehungen zur psychischen Struktur.

Indes in der Tierpsychologie berühren sich natur- und seelenhafte Dinge, sie ist der Biologie inhärent und weist andererseits auf die Geisteswissenschaften hin.

Der Zweck dieser Schrift ist unter grundsätzlicher Anerkennung und Betonung der Realität des Psychischen in erster Linie auf vergessene und vernachlässigte Kapitel der Tierpsychologie zu verweisen und die Forschung auf solche wieder hinzulenken. Zunächst soll an die körperlichen Ausdrucksformen der höheren Wirbeltiere erinnert werden. Solche Ausdruckserscheinungen bedeuten Schnittpunkte des Physischen mit dem Psychischen.

Auch die psychische Entwicklung und vor allem die Tiersprache liegt im Rahmen dieser Anregungen.

Um die Ausdrucksformen festzulegen, bedürfen wir des Griffels guter Tiermaler, sowie der photographischen und kinematographischen Aufnahme von ausdrucksbefähigten Tieren. Ich habe bisher alle drei Wege beschritten und bin der Überzeugung, daß auf diesem Gebiete noch viel gemacht werden muß. Vielleicht kommt es einmal dazu, für diesen Gegenstand ein Archiv anzulegen.

Die Abbildungen wurden von den Kunstmalern A. Achleitner und C. O. Petersen hergestellt.

Über eine Darstellung der gesamten Methoden der Tierpsychologie soll bei anderer Gelegenheit die Rede sein.

München-Solln, September 1920

Bastian Schmid

Inhalt

Einleitung

Wenn auch die Tierpsychologie nicht die jüngste unter den Wissenschaften ist, so mangelt ihr doch mehr wie irgend einer von den neueren Disziplinen die Bestimmtheit ihrer Ziele, die klare Umgrenzung ihrer Aufgaben, die straffe Handhabung und der Ausbau der Methoden, die sichere Führung, ja sogar die Wissenschaftlichkeit der Sprache im Sinne einer eindeutigen Terminologie und außerdem da und dort das Interesse derjenigen, die direkt an ihr interessiert sein müßten.

Diese Einwände wollen durchaus nicht die Imponderabilien unserer und jeglicher Grenzwissenschaft übersehen, auch nicht die Tatsache, daß der Gegenstand außerordentlich hypothetisch und schwer zugänglich ist, daß, wie das hier der Fall, selten in einem Wissenszweig in so hohem Maße Spekulationen, metaphysische und religiöse Begriffe und Einflüsse und allerlei Menschlichkeiten hineinspielen.

Was bei anderen Disziplinen selbstverständlich ist, nämlich die vollständige Voraussetzungslosigkeit der Forschung, das Nichthereinbeziehen von Weltanschauungen in das Arbeitsgebiet als solches, hier in der Tierpsychologie haben bisher derartige Erscheinungen eine mehr oder minder erhebliche Rolle gespielt. Wir brauchen uns dieserhalb nicht erst zurückzuerinnern an die Zeiten des ARISTOTELES und des Mittelalters, an einen DESCARTES, dem die Tiere nur Maschinen waren, wir finden auch Beispiele bei DARWIN, SPENCER, W. WUNDT, bei Forschern wie BETHE, v. UEXKÜLL u. a. und bei Tierpsychologen, wie sie sich um die denkenden und rechnenden Pferde und Hunde herum auftaten.

Psychologisch wie historisch ist der Werdegang der Tierpsychologie verständlich, aber dadurch ihr Betrieb, wenigstens jener der neueren Zeit nicht gerechtfertigt. Denn wie ganz anders verstand es eine ebenfalls junge Wissenschaft, die physikalische Chemie beispielsweise, von beiden Gebieten, der Physik und Chemie

aus, Brücken zu bauen, auf denen sich heute die Fachleute von hüben und drüben mit großer Sicherheit bewegen. Von sich drängenden wirtschaftlichen und technischen Fragen abgesehen, war auf beiden Seiten ein Wille und so fand sich auch ein Weg. Hingegen hat die Tierpsychologie wenige Beziehungen zwischen den Interessenten, den Psychologen und Zoologen, gesucht und gefunden.

Erklärt könnte dieses zaghafte Verhalten allenfalls noch dadurch werden, daß die menschliche Psychologie durch ihre Inhaltsarmut und die Zoologie durch das wenig geübte psychologische Denken, durch eine weitgehende Beeinflussung von anthropomorphistischen Vorstellungen, mechanistischen Denkweisen und einseitigen entwicklungsgeschichtlichen Ideen ein der Bedeutung des Gegenstandes angemessenes Vorwärtsschreiten bis heute noch stark behindert.

Über den Anthropomorphismus auf tierpsychologischem Gebiete dürfte hierorts wenig zu sagen sein, denn dieser entbehrt jeglicher Art von wissenschaftlicher Berechtigung. Ein beachtenswerter Faktor ist er indes insoweit, als er in der Literatur immer noch sein Unwesen treibt, und das Denken selbst fachmännisch Gebildeter da und dort sehr nachteilig beeinflußt.

In einem ganz anderen Verhältnis zur Wissenschaft als der Anthropomorphismus stehen die Vertreter der mechanistischen Denkweise und die Anhänger einseitig entwicklungsgeschichtlicher Ideen.

Wenn auch die Ausdeutung tierischer Handlungen von dieser Seite in einem starken Abhängigkeitsverhältnis von den entsprechenden Theorien steht und der voreingenommene Standpunkt weite und ergiebige Arbeitsfelder absperrt und durch die Einseitigkeit der Anschauungen und wohl auch Methoden die ganze Richtung in eine verderbliche Sackgasse gerät, so darf doch das Verdienst der auf mechanistischem Boden stehenden oder auf einseitig entwicklungsgeschichtlichen Ideen fußenden Ansichten um die Tierpsychologie nicht verkannt werden. Ihnen ist eine weitgehende Förderung von Teilproblemen und auch die Anwendung neuer experimenteller Methoden rückhaltlos zuzubilligen.

Ein weiterer Mangel der Tierpsychologie ist in den Auswüchsen jenes beklagenswerten Spezialistentums zu erblicken, das auf fast allen Zweigen der Wissenschaften sich breit macht, das in emsiger Kleinarbeit zwar einzelne Teile der Wissenschaft fördert, jedoch von der weit vom Zentrum liegenden Peripherie aus den

Zusammenhang mit dem Ganzen nicht mehr findet. Daher begegnen wir unter solchen Spezialisten gar manchmal einer gewissen Kulturlosigkeit, sie bauen an Teilstrecken, ohne vom Geist des Bauwerkes und den Naturzusammenhängen etwas zu verspüren. Konkret gesprochen, in der Tierpsychologie hat man es verlernt, im Tier eine organische Einheit zu sehen und den Zusammenhang aller jener Faktoren zu beachten, welche die Einheit der tierischen Natur, der physischen und psychischen, bedingen.

Allgemeines über die tierpsychologischen Methoden

Wie für die menschliche Psychologie so sind auch für die Tierpsychologie zwei Hauptmethoden maßgebend, die Beobachtung und das Experiment. Bei dem subjektiven Charakter der zu untersuchenden Tatsachen, die schließlich nur einer einzigen Person, dem miterlebenden Individuum zugänglich sind, ist schließlich die Selbstbeobachtung die letzte Quelle aller aus der Empirie kommenden menschlichen Psychologie. Von fremden Bewußtseinsvorgängen, Empfindungen usw. können wir uns nur auf Grund sprachlicher oder sonstiger Äußerungen ein Bild machen, also nach Analogie der eigenen inneren Vorgänge. Bedenkt man jedoch, daß die Tiere der Sprache und verschiedener anderer Äußerungen, über die menschliche Versuchspersonen verfügen, entbehren, so ist die Tierpsychologie von vornherein weit ungünstiger daran als die menschliche, ihr Gegenstand undurchsichtiger als jener, der Analogieschluß unsicherer.

Aber auch um die experimentelle Methode, soweit diese sich an die experimentelle Psychologie anlehnt, ist es nicht ganz günstig bestellt. Diese dient in der menschlichen Psychologie hauptsächlich der Analyse der einfacheren psychischen Vorgänge, wie die Psychologen selbst zugeben müssen.

In den Augen einer Anzahl von Philosophen und Psychologen steht die experimentelle Psychologie im Range einer, wenn auch unentbehrlichen Hilfsdisziplin der Psychologie; Skeptiker betrachten sie nur als Grenzgebiet, und von den Experimentalpsychologen selbst wird ihre Unzulänglichkeit, wo es sich um die Erforschung der Gefühle, der Gemütsbewegungen, des Willens (insonderheit der menschlichen höheren Gefühle und Willenshandlungen, um differenzierte seelische Prozesse sowie um komplizierte intellektuelle Vorgänge) handelt, hinreichend erkannt.

Für die Tierpsychologie ist im besonderen zu bedenken, daß wesentliche Unterschiede in bezug auf die Versuchsperson und das Versuchstier bestehen, und, was vielleicht das hervorspringendste Moment ist, daß dort beim Menschen, selbst wenn wir von der psychologisch geschulten Versuchsperson, wie sie häufig am Experiment beteiligt ist, absehen, es sich immerhin um die einheitliche Spezies Mensch handelt, während hier, beim psychologisch anders gearteten Tiere, mit den bei einzelnen Arten weit voneinander abweichenden biologischen Verhältnissen, von vornherein die Versuchsmethoden sich differenzieren müssen.

An den Methoden der experimentellen Psychologie des Menschen teilweise geschult, greift die Tierpsychologie in den seltensten Fällen auf andere Gebiete der Psyche als die der Empfindung, Wahrnehmung, Raumauffassung, des Gedächtnisses, kaum mehr auf das Feld der Aufmerksamkeit und des Denkens hinüber, bezw. macht von der Prüfung dieser psychischen Elemente und Gebilde namentlich bei höheren Tieren nicht den erwünschten Gebrauch. Zudem arbeitet sie recht häufig auf diesen Gebieten stark schematisch und berücksichtigt das Objekt selten nach seiner biologischen Differenziertheit.

Diese Kritik wendet sich nicht gegen die experimentelle Methode, sondern gegen das in der Sache unbegründete Abhängigkeitsverhältnis der Tierpsychologie von der menschlichen Experimentalpsychologie und deren Kopierung.

An sich hat die experimentelle Tierpsychologie allerlei Fortschritte zu verzeichnen und auch in Zukunft noch zu erwarten. Sie steht im Mittelpunkt aller tierpsychologischen Forschung, wohingegen die andere Hauptmethode, die Beobachtung, an Verwendung zurücktritt.

„Das Experiment", sagt W. Wundt, „besteht in einer Beobachtung, die sich mit der willkürlichen Einwirkung des Beobachters auf die Entstehung und den Verlauf der zu beobachtenden Erscheinungen verbindet". Und von der Beobachtung heißt es dort: „Die Beobachtung im engeren Sinne untersucht die Erscheinungen ohne derartige Einwirkungen, so wie sie sich in dem Zusammenhang der Erfahrung von selbst dem Beobachter darbieten" (1907, S. 247).

Diese beiden Methoden, die der Beobachtung und des Experiments. ergänzen sich aufs vorteilhafteste. Wir haben Fälle, wo teilweise nur die eine oder nur die andere, aber auch solche, wo

eine Kombination der beiden als notwendig sich erweist, Fälle, wo das Experiment das naive Sichgeben des Tieres verdrängt und die natürlichen Vorgänge in ihrem Ablauf unvorteilhaft verhindert und ungünstig beeinflußt, und Fälle, wo außer dem praktisch wertvollen Gewinn an Zeit die Genauigkeit der Beobachtung durch strikte Einstellung an den Versuch erhöht und Zufälligkeiten ausgeschlossen werden. Dadurch sodann, daß wir imstande sind, einzelne uns interessierende Teile eines Vorganges zu isolieren, die Beobachtungsbedingungen zu ändern, sei es, daß man die einen ändert und die anderen unverändert läßt oder sie alle bis auf eine ändert, Nebenumstände sorgfältig ausschaltet, innerhalb der planmäßigen Beobachtung dem Tiere Gelegenheit zur freien Entfaltung seiner psychischen Natur und zwar der uns experimentell interessierenden Seite derselben gibt und doch wieder alle Einzelbedingungen erfüllt, können wir Versuche von nicht gerade vollendeter Vollkommenheit aber immerhin von weitgehender Zweckmäßigkeit und befriedigenden Ergebnissen erzielen.

Als wichtigste Grundlagen gelten auch für die Tierpsychologie die Anatomie, Physiologie und Pathologie. Wie wertvoll speziell die Anregungen und Versuche von seiten der Physiologen sein können, hat nichts schlagender bewiesen, als der durch seine Eleganz und Exaktheit ausgezeichnete Versuch von PAWLOW.

Man wird jederzeit das wissenschaftliche Bestreben rechtfertigen, das, auf den genannten Grundlagen fußend, mit physikalischen und chemischen Methoden, also auf rein naturwissenschaftlicher Basis stehend, den Lebensäußerungen und psychischen Erscheinungen bis zum endgültigen Versagen dieser Methoden nachgeht, mechanische Deutungsversuche gibt, solange solche möglich sind, aber man wird andererseits auch die Grenzen nach dem Psychischen hin respektieren müssen.

Von den untersten Evertebraten angefangen bis herauf zu den Insekten ergeben sich vielfach Möglichkeiten, namentlich physikalische und chemische Reize mit großem Erfolg auf die Tiere einwirken zu lassen, und je weiter wir in der Tierreihe hinabsteigen, umso glatter und prompter erweisen sich Einwirkungen von dieser Seite als nicht nur die besten Methoden, sondern auch es werden dort psychologische Voraussetzungen als höchst hypothetische Faktoren angesehen werden müssen, die man zunächst am besten ausschaltet. Zum mindesten soll man einen Begriff, der eher kompliziert als vereinfacht oder als überflüssig sich er-

weist, nicht in die Versuchsreihe einschalten. Eine psychische Ausdeutung der Vorgänge kann gleichwohl dem Forscher nicht verwehrt werden, nur empfiehlt es sich nicht, das vorauszusetzen, was eigentlich erst bewiesen werden soll. Das klingt wie eine Tautologie, trifft jedoch Tatbestände.

Wie sehr jedoch die rein mechanistischen Erklärungsversuche und die restlose Durchführung physikalisch-chemischer Methoden ohne Zuhilfenahme anderer Möglichkeiten allmählich versagen, das zeigen uns beispielsweise die Erscheinungen der Tropismen, ein Kapitel, das sich zwischen Physiologie und Psychologie so lückenlos einfügt, daß es wohl für immer ein Rätsel bleiben dürfte, wo das eine Gebiet aufhört und das andere anfängt. Nebenbei bemerkt, zeigen thermotropische Versuche, die ich mit niederen Krebsen anstellte und die ich noch nicht abgeschlossen habe, für mich vorläufig das Ergebnis, daß unter gleichen Versuchsbedingungen und bei gleichen Tieren sich die Individuen nicht gleich verhalten. Es sind immer einige dabei, die sozusagen sich anders verhalten als das Gros, und somit müssen wohl weitgehende Verallgemeinerungen angezweifelt werden.

Über einige Richtungen in der experimentellen Forschung

In der experimentellen Erforschung der Tierseele fallen uns zwei Eigentümlichkeiten auf, erstens, daß man sich mit Vorliebe mit der niederen Tierwelt befaßt und sodann die Bevorzugung aller auf den Intellekt bezw. die psychischen Elemente (Reaktionen auf Reize, Empfindung und Wahrnehmung) gerichteten Methoden.

Die erste Tatsache dürfte sich aus dem Ebengesagten erklären. Das Zurücktreten des Psychischen in absteigender Linie bis herunter zu den Protozoen einerseits und der einfachere Bau des Organismus sowie die größere Übersichtlichkeit physikalischer und chemischer Einwirkungen, die stärker zutage tretende Abhängigkeit von solchen Verhältnissen lassen die Gründe für eine Bevorzugung dieser Tierreihen wohl begreifen.

Ausnahmen von diesen Darlegumgen bilden vielfach die Art der psychologischen Forschung auf dem Gebiete der Insekten, insbesondere der Ameisen und Bienen. Diese an sich hochentwickelten Tiere, die auch psychisch einen Ausnahmefall darstellen und deren psychische Leistungen selbst manche Wirbeltiere übertreffen, haben

von jeher die Forschung beschäftigt, und wie wenig fruchtbar auf diesem Gebiete rein mechanistische Deutungsversuche sind, haben die Theorien von BETHE gezeigt, die auch eine ziemlich glatte Ablehnung und Widerlegung vor allem durch WASMANN erfuhren.

Dadurch, daß die nichtpsychologischen oder nur teilweise psychologischen Methoden auf allen Gebieten versagen, wo es sich um höherwertige psychische Gebilde oder rein seelische Vorgänge handelt, wurde die Psychologie der höheren Tiere stark in den Hintergrund gedrängt. Nur ganz selten findet ein einwandfreies Eingehen auf höhere psychische Prozesse statt, und gar oft wird dort mit unzureichenden psychologischen Methoden gearbeitet, sei es, daß es dem betreffenden Forscher an psychologischen Kenntnissen fehlt, sei es auch, daß er über die Methoden der menschlichen experimentellen Psychologie sich nicht hinauswagt oder diese zu sklavisch anwendet und an verschiedenen namentlich seelischen Prozessen vorübergeht. Noch bedenklicher ist der Standpunkt, den BETHE und andere vertreten und der einer vollständigen Ablehnung der tierpsychologischen Forschung insofern gleichkommt, als es nach einem Ausspruch BETHEs für den Biologen eine Tierpsychologie überhaupt nicht gibt. Solche Ansichten legen namentlich das einschlägige Arbeiten auf dem Gebiete der höheren Tiere nahezu brach.

Ein Haupteinwand gegen die Tierpsychologie in ihrer gegenwärtigen Verfassung und speziell auch gegen das Verfahren, das man höheren Tieren gegenüber einschlägt, liegt nach meinem Dafürhalten in der einseitigen Richtung der Methoden. Die schon erwähnten psychischen Elemente und Gebilde, Qualitäten und Anlagen machen nur einen Teil der tierischen Psyche und nicht einmal, wie ich glauben möchte, den wesentlichsten des Tieres aus. Die psychische Wesenheit dürfte vor allem nicht im Intellektuellen, sondern im Instinktiven und Triebhaften, im tierischen Wollen und anderen seelischen Dingen zu suchen sein. Nicht der Intellekt, sondern das auf das Wollen gerichtete Triebleben geben dem Tiere die unfehlbare Sicherheit seines Auftretens und sind ausschlaggebend für seine Selbst- und Arterhaltung. Den Ausdruck seelisch, wie ich ihn hierorts gebrauchen werde, benutze ich nicht in irgend einer metaphysischen Verstiegenheit, sondern ich will damit lediglich den Gegensatz des Intellektuellen, Geistigen zu den triebmäßigen Handlungen, zu den Gefühlsvorgängen und Willensäußerungen hervorheben. Somit soll dieses Zurückgreifen

auf die Terminologie der griechischen Philosophie hier lediglich formale Gründe haben. Daß sodann beim Tier die Willenshandlungen sich nicht wie beim Menschen dem Intellekt unterordnen, wo sie sich nicht selten durch komplizierte Gedankenprozesse in die Tat umsetzen oder im Sinne eines sittlichen Wollens sich äußern, bedarf kaum der Erwähnung.

Betrachtet man die zu großem Ansehen gekommenen Methoden eines THORNDIKE, YERKES u. a. um die Tierforschung verdienter Amerikaner, die sogenannten Labyrinth- und Vexierkastenmethoden, so fällt ohne weiteres die auf den Intellekt gerichtete Einstellung der Aufgaben aber auch die Tatsache auf, daß man bei solchen Methoden die psychische Einheit des Tieres vollständig aus dem Spiel läßt. Tiere verschiedener Art wie Hühner, Sperlinge, Tauben, Katzen, Tanzmäuse, Ratten, Meerschweinchen, Waschbären, Affen usw. werden veranlaßt, aus einem Labyrinth herauszufinden oder aus einem Vexierkasten sich zu befreien. Zu treibenden Motiven werden dem Tiere bei dieser Gelegenheit Hunger und Furcht. Gezeigt soll werden, wie die Tiere durch Irrtümer lernen, wie sich Assoziationen herausbilden und wie intellektuelle Prozesse entstehen.

Abgesehen davon, daß Hunger und Furcht sowohl für irgendeine Spezies als auch für die einzelnen Individuen relative Gefühle sind, daß das Anomale der Bedingungen sicher nicht die richtigen Voraussetzungen für einen einwandfreien Versuch genannt werden kann, sind auch sonst nicht die für die Einheitlichkeit eines Versuches vorauszusetzenden Bedingungen gegeben. Denn so wesentlich die biologischen Grundlagen für das seelische Sein der Tiere sind, so unbedingt notwendig die Fühlungnahme mit der psychischen Einheit zum Verständnis einzelner psychischer Vorgänge ist, so wenig Beachtung finden sie in diesen Experimenten. Zweifellos haben beispielsweise Ratten infolge ihrer Lebensweise (häufiger Aufenthalt in Kanälen, Schleusen, Röhrengängen natürlicher wie künstlicher Art) von vornherein größere Assoziationsmöglichkeiten als Vögel, Affen eine größere Chance einen Käfig zu öffnen als Hunde, außerdem hat der Affe durch seinen ausgeprägten Spieltrieb, durch seine Lust am Probieren dem Hunde die Zufallsmöglichkeit voraus.

Sieht man übrigens von den Hemmungen ab, die bei den einzelnen Tieren in verschiedenem Maße (Furcht, Ungewohntheit des Terrains) in Frage kommen, so ist zu beachten, daß bei Tieren

von verschiedener Größe und verschiedener Länge der Beine, gleiche Sehschärfe vorausgesetzt, das perspektivische Moment sich verschieben muß und die Übersicht über das Labyrinth entsprechend beeinflußt werden wird. Auch dürfte der Geruchssinn bei manchen Arten ausschlaggebender sein als der Gesichtssinn oder gar der Intellekt.

Wissen wir im übrigen, wie weit sich bei den verschiedenen Versuchstieren in diesen Fällen Perzeption und Apperzeption verhalten? Inwieweit durch eine aus rein physischen Gründen hervorgerufene Perzeption, die einem anderen Tier infolge anderer Organisation entgehen muß, zu einer Apperzeption wird? Ist sodann bekannt, inwieweit die einen Tiere mehr zur Überlegung neigen, und andere rein mechanisch arbeiten? Es entzieht sich meinen Kenntnissen, ob sich die betreffenden Forscher solche Fragen vorgelegt haben oder nicht.

Das Bilden von Assoziationen auf dem einen Gebiete, das Herausfinden aus Labyrinthen oder Vexierkasten ist übrigens noch kein Beweis für das Bilden von solchen auf anderen, der Natur des betreffenden Tieres näher oder ferner liegenden Gebieten. Vergleiche über die Intelligenz auf der herangezogenen Grundlage können somit keinen Maßstab für die Intelligenz einer Tierart abgeben.

Angenommen, man bekennt sich zu dem hypothetischen Ergebnis THORNDIKEs, daß die Versuchstiere die Gewohnheiten durch Koordination nützlicher Bewegungen annehmen, daß alle unnützen Bewegungen ausgeschaltet werden und nur die nützlichen sich einprägen, so kommt man bei dieser mechanistisch klingenden Erklärung über einen uns sich immer wieder aufdrängenden Haupteinwand nicht hinweg: Die ganzen Versuche sind gegen die Einheit der tierischen Psyche gerichtet. Denn die betreffenden Tiere sind psychisch voneinander nicht minder verschieden als körperlich, ja das Unterfangen mutet ähnlich an, als würden von den beteiligten Tieren gleiche körperliche Leistungen verlangt.

Man kann vielleicht den Satz aufstellen: Organisation, Lebensweise und psychische Veranlagung bilden in der Tierwelt eine geschlossene Einheit. Möglich, daß dieser Satz sich durch die Forschung einmal erhärten läßt. Ich erinnere beispielsweise an den Begriff Raubtier im weitesten Sinne (beispielsweise Carnivora und räuberische Marsupialia), an die für diesen

Typ verbindlichen körperlichen Eigenschaften, die Lebensweise und die psychischen Eigentümlichkeiten, darunter an die beim Angriff ausbrechenden Affekte, ja, man kann sogar zwischen einem Tagraubtier und einem nächtlichen Räuber auf genanntem Gebiete Nuancen feststellen. Und so ist auch die Intelligenz nicht unabhängig von den Lebensgewohnheiten, wie diese wiederum mit der Organisation in Zusammenhang stehen.

Von individuellen Abweichungen abgesehen, ist jede Art (Hund, Katze, Pferd, Krähe usw.) ein psychischer in sich gefestigter und auch wieder einfacherer Typ als der reflektierende Mensch. Wenn wir die Gewohnheiten der Katze einmal kennen, ihr Leben als Raubtier, ihr Liebesleben, ihre Affekte, ihre Instinkte und Triebe, die Art, wie sie spielt, wie sie sich zu anderen Tieren verhält, ihre Sprache, ihre sonstigen Ausdrucksfähigkeiten wirklich verstehen, dann können wir den Typ Katze an sich erfassen. Im einzelnen Falle dürfte es sich um nur individuelle Abweichungen handeln.

Von nicht geringerem Interesse als die genannten Versuche waren seinerzeit diejenigen über das Unterscheidungsvermögen über Form, Farbe und Größe von Gläsern seitens der Affen (Versuche von KINNAMAN). Man stellt eine Reihe von entsprechenden Gläsern oder Töpfen auf einen Tisch. Nur eines der Gefäße enthält Futter, aber dieses darf sich selbstverständlich nicht durch irgend einen Geruch verraten.

Sobald der Affe merkt, welches Glas für ihn in Frage kommt, bilden sich Assoziationen zwischen Farbe oder Größe oder Form des Glases, das er später auch erkennen muß, wenn die Reihenfolge der Gläser mehrfach gewechselt wird. Es darf also das Tier nicht seine Wahl durch Lokalisation entscheiden, was der einfachere Fall wäre.

Diese Versuche wurden vielfach nachgemacht. Ich experimentierte nach dieser Richtung mit einem Mungo (*Herpestes*), der sich mit den Farben sehr rasch abfinden und geringfügig voneinander abweichende Töne unterscheiden lernte. Ob im übrigen diese Unterscheidungen in das Gebiet des Intellektes fallen, möchte ich bezweifeln. Auch hier dürfte es sich zeigen, daß Tiere von gleichwertiger geistiger Veranlagung und verschiedener Organisation und Lebensweise bei solchen Wahlmethoden stark voneinander abweichen können. Für das eine kann die Farbe draußen in der

Natur viel, für das andere wenig bedeuten, für das in den Tropen lebende Tier die Farbe eine andere Bedeutung haben als für ein nordisches Wesen usf.

Über die Beobachtung

Die experimentellen Methoden haben in den letzten Jahrzehnten eine große Bevorzugung vor der Methode der freien Beobachtung erfahren, ja man kann ruhig sagen, daß diese zum Nachteil der tierpsychologischen Forschung stark in den Hintergrund gedrängt wurde. Wenn CLAPARÈDE (Leipzig 1909, S. 33) gegen die Beobachtung einwendet, daß sie den großen Nachteil habe, das Studium vom Zufall abhängig zu machen und daß sie außerordentlich zeitraubend sei, so liegt in diesem Urteil trotz der Anerkennung, die er an demselben Orte der Beobachtung in einem Falle zollt, eine wenig gerechtfertigte Abweisung. Ist doch eine Reihe von Beobachtungen vom Zufall völlig unabhängig und sodann darf sich die Forschung vor Zeitverlusten niemals abschrecken lassen, wenn durch solche Fortschritte der Wissenschaft gewährleistet werden. Nach meinem Empfinden steht die Wissenschaft restlos über dem Zeitbegriff, denn jedes echte Wahrheitsuchen ist zeitlos. Tatsächlich gibt es auf tierpsychologischem Gebiete Probleme, die man nur durch Beobachtung mit Erfolg aufgreifen kann.

Indes der Wechsel von Methoden ist nicht charakteristisch für die Tierpsychologie, einem solchen unterliegen mindestens alle Naturwissenschaften, insonderheit die biologischen. Jeder Gegenstand verträgt Einseitigkeiten nur bis zu einer bestimmten Grenze, und so ist auch für die Tierpsychologie die Zeit gekommen, die Beobachtung und zwar die reine Beobachtung der frei oder in Gefangenschaft lebenden Tiere wieder aufzunehmen, bezw. eine sachgemäße Verknüpfung von Beobachtung und Experiment anzustreben.

Auch in der menschlichen Psychologie gibt es eine Anzahl von Gebieten, für die in erster Linie die Beobachtung und nicht das Experiment entscheidend ist. Dahin gehört beispielsweise die mit großem Erfolg geübte Kindesforschung, die Erforschung der psychischen Genesis des Kindes. Leider fehlen in der Tierpsychologie noch derartige Bestrebungen, die wir ohne weiteres an jungen Haustieren vor allem, und namentlich an solchen, die ohne jegliche mütterliche Beeinflussung, wie die aus dem Brutapparat hervor-

gehenden jungen Hühnchen, in die Tat umsetzen könnten. Ich rechne dahin Beobachtungen über das Verhalten junger Tiere zu ihren Eltern, zu ihren Geschwistern, zum Menschen, zur Umgebung, das Lernen als solches und insonderheit in bezug auf das Aufnehmen von Nahrung (Nestflüchter) die Entwicklung psychischer Vorgänge wie Neugierde, Aufmerksamkeit, das Auftreten von Furcht und die Äußerung dieser, über die Entwicklung der Ausdrucksmöglichkeiten des Körpers und der Sprache, das Verhalten im Spiel u. dgl. m.

Die Aufzählung obiger Fragen ist ungeordnet und macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit, sie ist nur etliches von dem Vielen, was zu den Aufgaben der Erforschung der jungen Tiere gehört.

Nachstehend möchte ich zeigen, welche Fragen ich mir in einer populär gehaltenen Schrift (Leipzig 1919) in bezug auf die Spiele der Tiere vorgelegt habe. Ich verwies dort u. a. auf eine junge von mir tagtäglich beobachtete Katze und suchte zu erfahren: Wann spielt das Tier und wie spielt es?

Welche Faktoren beeinflussen das Spiel?

Unter dem Wann ist nicht nur die Tageszeit zu verstehen, sondern auch der Einfluß der Mahlzeiten auf das Tier und jener der Schlafenszeiten, deren es ja den Tag über mehrere gibt. Ich glaube, gefunden zu haben, daß die Katze im Spiel sich verschieden verhält, je nachdem sie Fleisch oder vegetarische Kost zu sich genommen hat.

Weitere Fragen betreffen das Spielen des Tieres in den einzelnen Jahreszeiten? Welchen Einfluß haben geschlechtliche Momente auf das Spiel?

Welchen Einfluß auf das Spiel hat das Geschlecht?

Die Mutterschaft? Das Alter?

Wie verhält sich das Tier beim Spiel im Zimmer und wie im Freien?

Wie verhält sich das Tier zu einer wirklichen und wie zu einer Scheinbeute? Zur ersten Maus, zum ersten Vogel?

Es ist, nebenbei gesagt, unrichtig, wenn G. Bohn in seinem Buche (Leipzig 1912, S. 170) bemerkt: „Eine junge Katze weiß allein ‚instinktiv‘ nicht, wie man Mäuse jagt, sie lernt das erst von den erwachsenen Tieren“. Darauf möchte ich antworten, daß alle von mir beobachteten jungen Katzen ganz selbständig ihre

erste Maus erjagen, und dieser Moment namentlich, wenn das erste Blut fließt, mit zu den interessantesten Beobachtungen über Ausdrucksbewegungen gehört.

Wenn ich auch gegenwärtig an einer anderen jungen Katze meine zuerst gemachten Erfahrungen bestätigt sehe, so finde ich es doch außerordentlich wünschenswert, daß derartige Versuche von einer Reihe von Tierpsychologen angestellt, nachgeprüft und an verschiedenen Tierarten erprobt werden. Ja, es empfiehlt sich, nach einem vielleicht gemeinsam zustande gekommenen Plane zu arbeiten, denn nur so ist es möglich, an eine Synthese zu denken und den Gegenstand „Spiele der Tiere" auf Erfahrungstatsachen zu stellen. Daß wir beim Spiel der Tiere nicht lediglich als passive Beobachter, sondern auch als Regisseure, wo es geboten erscheint, einzugreifen wissen, das Spiel durch experimentelle Einwirkungen da und dort variieren können, glaube ich in meinem oben angedeuteten Buche bereits an einigen Beispielen dargetan zu haben.

Zeigen die Spiele der jungen und schließlich auch älterer Tiere eine weitgehende Abhängigkeit von der Organisation und Lebensweise der betreffenden Geschöpfe, die festgefügte Einheit dieser Momente betonend, und tritt außerdem im Spiel die psychische Einheit, die Psyche als Ganzes hervor, so sehen wir beim Liebesspiel die Artcharaktere stark zurücktreten und dafür den Geschlechtstrieb vorwalten. Nicht, daß die psychischen Eigentümlichkeiten des Raubtieres, des Klettertieres usw. im Vordergrund stünden wie bei den gewöhnlichen Spielen, das allen Gemeinsame des aufgewühlten Geschlechtstriebes weiß die sonstige psychische Eigenart im Spiel zu übertönen. Der spielende Hund ist und bleibt das spielende Raubtier und unterscheidet sich als solches stark vom spielenden Rehbock. Im Liebesspiel hingegen treten bei beiden die Eigentümlichkeiten des aufgewühlten Geschlechtstriebes auffallend in den Vordergrund. Auch dieser Forscher verhält sich hierin mehr referierend als beobachtend.

Ein weiteres brachliegendes Kapitel der Tierpsychologie, das ebenfalls in erster Linie nur durch die Beobachtung gefördert werden kann, ist die Tiersprache. Es fehlt uns auf diesem Gebiete wahrlich nicht an Theorien, aber eine wirkliche Förderung hat der Gegenstand trotz der verschiedenen Schriften und Winke von angesehenen Psychologen wie W. Wundt, „Vorlesungen über Menschen- und Tierseele" bis heute noch nicht erfahren.

Populäre Schriftsteller und verschiedene Naturfreunde haben sich im übrigen die verdienstvolle Aufgabe gestellt, den Gesang der Vögel in Noten zu übersetzen. Die Sprache der Tiere als Ausdrucksfähigkeit hingegen, ist kaum in Angriff genommen worden. Ehe ich auf diesen Gegenstand hierorts des näheren eingehe, glaube ich über die Ausdrucksfähigkeit des tierischen Körpers an sich Verschiedenes sagen zu müssen.

Von den Ausdrucksformen des tierischen Körpers

Die Ausdrucksfähigkeit des tierischen Körpers steht stark mit einem Kapitel des Seelenlebens im Zusammenhang, das von der gegenwärtigen Tierpsychologie gemieden wird, nämlich mit dem Gefühlsleben, den Gemütszuständen und den Affekten. Solche seelische Agentien können nicht gut Gegenstand einer hauptsächlich mechanistisch gerichteten Tierpsychologie sein und infolgedessen werden sie entweder ignoriert oder anthropomorphistischen Deutungen überlassen. In eine Analyse solcher Zustände und Vorgänge einzutreten, hat man sich von jeher gescheut, nur der neue Brehm hat nach dieser Hinsicht etwas Wandel geschaffen.

Darwins ausgezeichnetes Werk „Der Ausdruck der Gemütsbewegungen" hat bezeichnenderweise weit mehr Einfluß auf andere Gebiete als auf die Tierpsychologie gehabt, trotzdem dieser Arbeit geradezu ein programmatischer Wert innewohnt.

Man wird über verschiedene dort angegebene Richtlinien nicht hinwegkommen, vielmehr, an sie anknüpfend, weiteres Material sammeln und dieses psychoanalytisch verarbeiten müssen. Als hauptsächlichste Methode kommt für die Materialbeschaffung zu solchen Arbeiten die freie Beobachtung, dazu aber auch in Kombination mit dieser das Experiment in Betracht.

Vorweg sei bemerkt, daß die psychologischen Erklärungen, wie sie Darwin für das Entstehen von Ausdrucksbewegungen gibt, unseren heutigen wissenschaftlichen Anschauungen nicht mehr entsprechen.

Zwei Sätze von fundamentaler Bedeutung glaube ich meinen nachstehenden Ausführungen aus dem oben genannten Buch vorangehen lassen zu müssen:

„Die meisten unserer Gemütsbewegungen sind so innig mit ihren Ausdrucksformen verbunden, daß sie kaum existieren, wenn

der Körper passiv bleibt — es hängt nämlich die Natur der Ausdrucksform zum hauptsächlichsten Teil von der Natur der Handlungen ab, die unter diesen Seelenzuständen gewohnheitsmäßig ausgeführt worden sind“ und des weiteren: ... „daß ein und derselbe Zustand der Seele durch die ganze Welt mit merkwürdiger Gleichförmigkeit ausgedrückt wird, und diese Tatsache ist als ein Beweis für die große Ähnlichkeit aller Menschenrassen im Bau des Körpers und in den geistigen Anlagen schon an sich interessant“ (S. 15).

Diese beiden Sätze besagen nichts anderes als die Korrespondenz innerlicher Vorgänge und äußeren Ausdruckes bei ein und demselben Wesen Mensch. Dem kann man ohne weiteres hinzufügen, daß jede Tierspezies (gemeint sind hier nur höhere Tiere) dieser Gesetzmäßigkeit unterworfen ist und fast jede Tierart über bestimmte Ausdrucksformen verfügt. Derartige Formen können im einzelnen weitestgehende Übereinstimmung mit anderen verwandten Tieren aufweisen, sie können aber auch bis zum Gegensatz voneinander abweichen.

Es gibt bestimmte Vorstellungen und Gedankengänge, die bei der großen Mehrzahl der Menschen ganz bestimmte Gemütsbewegungen herbeiführen. Zwischen dem Vorstellungs- und dem Gefühlsleben haben sich feste, unfehlbar aufeinanderwirkende Assoziationen herausgebildet. Aber es gibt auch seelische Zustände, die bei Mensch und Tier in voller Ursprünglichkeit und ohne Assoziationen auftreten. Der Körper unterliegt dem Zwange des Affektes in dem einen oder anderen Falle, der äußere Ausdruck wird zur Funktion des Affektes.

Ohne zunächst auf das Verhältnis des Psychischen zum Physischen des näheren einzugehen und ohne eine Abgrenzung der in Frage kommenden seelischen Zustände des Tieres gegen den Menschen hin anzudeuten, finde ich es für angezeigt, zunächst eine Reihe von Beispielen über die Ausdrucksmöglichkeiten des tierischen Körpers, unterstützt durch entsprechende Illustrationen, zu bringen. Dabei kann es sich der Natur der Dinge nach zunächst nur um die eine der Ausdrucksmöglichkeiten, der rein körperlichen — wir kennen neben dieser noch die sprachliche — handeln. In bezug auf die erstgenannte stehen dem Säugetier unzweifelhaft mehr Mittel zur Verfügung als dem Vogel, ja man kann vielleicht sagen, daß dieser im Vergleich zu seinen sonstigen Anlagen geringe Möglichkeiten besitzt, seinen Seelenzuständen

Ausdruck zu verleihen. Immerhin beweisen die Tanzbewegungen der Kraniche, die intuitiv wirkende Abgestimmtheit der Partner, die an den Hals- und Schenkelfedern sichtlich zum Ausdruck kommenden Affekte, nicht minder die gesträubte Halskrause und das rollende Auge kämpfender, in Zorn und Wut geratener Hähne, die Erregtheit der gegen einen übermächtigen Feind ankämpfenden Glucke oder die dramatischen Liebesgebärden des balzenden Birkhahnes u. a. m., daß es auch dem Vogel an Ausdrucksmöglichkeiten nicht gerade gebricht (Abb. 1).

Doch fragen wir uns zunächst, wie verhalten sich die Ausdrucksbewegungen bekannter Tiere bei Affekten wie Freude und Schmerz, Zorn, Wut, Angst, Furcht, Schreck, wie äußern sich Neid und Eifersucht?

Hund und Katze. Vor mir liegt eingerollt auf dem Teppich mein Hund. Scheinbar ist er im Halbschlaf. Ich rufe ihm seinen Namen kosend zu. Er schlägt die Augen auf, zieht sie etwas hoch und wedelt mit dem Schwanze. Seine Stellung bleibt dieselbe. Ich kann diesen Zuruf einige Male wiederholen, ohne daß das Tier sich vom Platze erhebt. Aber nun kommt er. Er dehnt sich, drückt den Rücken bei schräger Beinstellung etwas durch und gibt gähnend einen Laut von sich, der hell ausklingt.

Ich erhebe mich von meinem Stuhle und schicke mich an fortzugehen, was ich auch dem Hunde zu erkennen gebe. Daraufhin dreht er sich freudig heulend und johlend im Kreise, den Rücken nach unten drückend, sich häufig windend und dabei heftig schwänzelnd. Auch schüttelt er mehrfach den Kopf, so daß die Ohren an diesen klatschen und niest einige Male oder bringt zumindest schnaubende Geräusche hervor. Die Augen glänzen.

Wir gehen. Er macht noch einige kreisförmige Bewegungen, der Rumpf und auch der Kopf nähert sich häufig dem Boden, die Ohren werden leicht angezogen, die Lippen hängen bald lässig herab, bald werden sie angezogen und aufgeworfen, so daß das sogenannte Lachen der Hunde entsteht. Der Schwanz wird bald lang ausgestreckt, bald hoch gehoben, wenn auch nicht steif getragen.

Er läuft voran. Ich rufe ihn zurück, er kommt freudig lachend auf mich zu. Aber jetzt erkläre ich ihm, daß er nach Hause müsse. Der Befehl ist kurz und barsch mit einer entsprechenden Handbewegung verbunden. Das hat einen plötzlichen Umschlag aller bisher gezeigten Ausdrucksformen zur Folge. Dieser

Umschlag ist so grell und wirkt scheinbar so mechanisch wie das Sinken eines mit einem Streichholz gebrannten oder schwererschütterten Mimosenzweiges. Durch den ganzen Hundekörper geht ein Ruck. Das Tier ist wie angewurzelt, alles an ihm senkt sich, der Kopf, der Schwanz, die Ohren, die Augenlider und der Mund. Der Glanz der Augen ist geschwunden, das Tier sieht

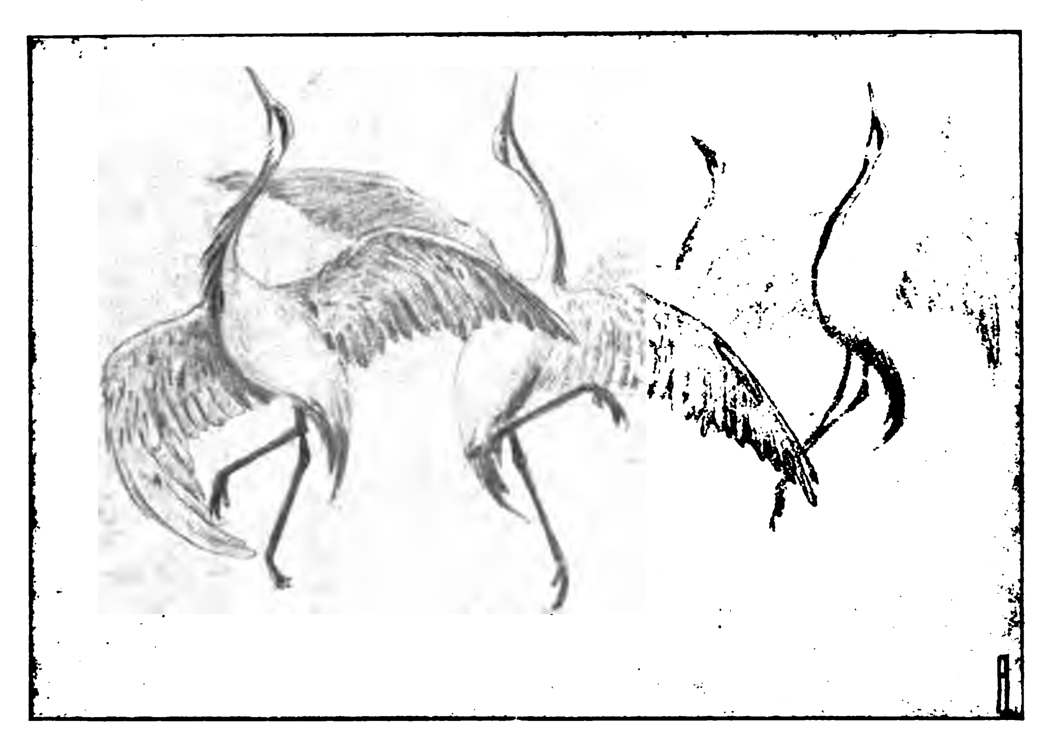


Abb. 1. Tanzende Jungfernkraniche *(Anthropoides virgo Linn.)*
Durch den gestreckten Körper und hocherhobenen Schnabel erreichen die von federnden Beinen und gespreizten Flügeln ausgeführten Bewegungen große Eleganz. Die Halsfedern sind gesträubt, und man kann dieses Sträuben schon kurz vor dem Tanz wahrnehmen.
Gez. v. A. Achleitner.

mich traurig an. Ich widerrufe, und schon ist es wieder freudig gestimmt und die entsprechenden Ausdrucksbewegungen wiederholen sich.

In der Ferne taucht ein anderer Hund auf. Beide haben sich gesehen, auf den Boden gelegt, sich wieder erhoben, und nun betrachten sie mißtrauisch einander. Es scheint sich ein Kampf zu entspinnen, die Tiere knurren und die Ohren werden nach hinten

gezogen, die Oberlippe wird namentlich auf der dem Gegner zugewandten Seite in der Gegend des Eckzahnes hinaufgezogen. Rücken- und Schwanzhaare sind gesträubt. Die beiden Körper fahren ruckweise und etwas ausladend nach hinten zurück, die Zähne werden vollständig sichtbar, die Ohren haben sich an den Kopf angelegt, der Schwanz senkt sich stark.

Ich gehe weiter und komme auf eine Wiese, wo mein Hund mit einem anderen zu spielen beginnt. Er legt sich dabei einmal auf den Rücken, eine von verschiedenen Tieren, namentlich Bären,



Abb. 2. Spielende Hunde
Die charakteristische Rückendeckung des einen Tieres ist mit einer leichten Entspannung der Muskeln verbunden. Im Gegensatz hierzu die Straffheit und Konzentration des aktiven Spitzes. Gez. v. C. O. Petersen.

beliebte Stellung, insofern bei der Rückendeckung der Gegner mit der Pfote leicht abgewehrt werden kann (Abb. 2). Die Tiere sind aufeinander abgestimmt, von dem auf Freude eingestellten Rhythmus des Spieles durchflossen, aber ein unvorsichtiger Biß kann das Spiel sofort in Ernst übergehen lassen und sämtliche Ausdrucksformen des auf Lust gestimmten Körpers ändern sich mit einem Male.

Mein Hund hat mich in der Stadt verloren; er zeigt alle Zeichen der Traurigkeit, jedoch unterscheidet sich diese wenig vom Ausdruck des physischen Schmerzes, nur daß er dort, wenn der Schmerz nicht auf Verletzungen schwerer Art beruht, in der Laut-

gebung sich anders verhält. Der Schwanz wird bei Schmerz und Furchtgefühlen an den Körper und zwar zwischen die Beine gepreßt. Und wenn der Hund zittert, so unterscheidet sich dieses Zittern nicht von dem bei Furcht. Bei heftigem Schreck exkrementiert er nicht selten, nachdem er vorher zusammenzuckte. (Pferde verhalten sich ähnlich.) — Der Hund liegt dösend vor mir im Garten. Ich errege seine Aufmerksamkeit durch den Zuruf „Katze" und löse in ihm Affekte aus, bis er losspringt.

Katzen sind Einzelgänger und lieben im allgemeinen nicht die Geselligkeit, schließen sich aber dem Menschen im Hause sehr gerne an. Allerdings muß man sich mit ihnen verstehen, und nur dann wird man ihrer wenig durchsichtigen Psyche näher kommen. Der Dressur sind sie außerordentlich schwer zugänglich, folgen auch nur nach Belieben ihrem Rufnamen. Psychisch sind sie noch mehr Raubtier als der Hund.

Wenn ich meine auf dem Sofa schlummernde Katze wecke, so krümmt sie den Rücken nach oben (Gegensatz zum Hund) und geht an ihren Futternapf. Sie ist jetzt in hockender Stellung, beim Fressen ruhte sie auf den engangezogenen Vieren, die Schwanzspitze bewegte sich dabei leicht hin und her.

Plötzlich wird sie vom Hund überrascht. Sie faucht und spuckt sogar, wenn er zum Angriff übergehen will. Ihr Haar ist gesträubt, der Schwanz wie eine Flaschenbürste aussehend, nach oben gestellt. Manchmal senkt er sich und zeigt an der Basis eine Knickung. Die Zähne werden gezeigt, die Ohren liegen seitlich flach. Jetzt nimmt sie eine Stellung ein, die sowohl Flucht wie Abwehr bedeuten kann, je nachdem das eine oder andere günstiger für sie ist.

Aber ich erfasse sie und sie beruhigt sich. Ich verwehre dem Hund den Angriff und halte sie ihm direkt vor die Schnauze. Über dessen Körper läuft ein aufgeregtes Zittern. Die Katze zeigt Furcht, zittert aber nicht, — ich sah meine Katzen, die mitunter bei größter Winterkälte hinausverlangten und sich nach einiger Zeit ganz ermattet wieder einfanden, niemals zittern, wie etwa die Hunde in der Kälte es tun, — sie legt die Ohren weit zurück, so daß ihr Kopf ganz rund wird. Jetzt stelle ich sie auf den Boden, sie schmiegt sich diesem so sehr an, daß man die Füße kaum mehr sieht, und wird immer kleiner. Das ist ein Ausdruck für starke Furcht.

Der Hund geht, und ich nehme die Katze an mich. Den Rücken stark krümmend, den Schwanz hochtragend, reibt sie sich an mir und gibt mir zeitweise gelinde Stöße mit dem Kopf. Auch versucht sie mich zu lecken.

Jetzt nehme ich sie so in den Arm, daß sich ihr Rücken nach unten kehrt. Das will ihr nicht behagen und sie gibt ihren Unmut durch stark pendelnde Schläge mit dem Schwanze zu erkennen. Bald darauf schreit sie, zuerst etwas schwächer, dann immer stärker. Auch legt sie ihre Ohren zurück und sucht sich zu befreien. Der Ausdruck wird bösartig und sie versucht zu beißen. Ein paar freundliche Worte, die ich ihr beim Loslassen zurufe, genügen, um sie vollständig umzustimmen. Ich stecke die Katze in einen kleinen Reisekorb, sie wird unwillig und sucht sich zu befreien. Aber ich verreise wirklich, sie kommt aufs Land. In der Eisenbahn bekommt sie Angst, sie schreit und will sich aus dem Korb herausarbeiten. Ihre Sohlenballen sondern Schweiß ab, was ich bei Schreck nie bemerkte.



Abb. 3. Gespannte Aufmerksamkeit
Ohren und Augenbrauen hochgestellt. Stirne gerunzelt, Nasenlöcher erweitert. Mundpartie nach den Seiten breit. Unterlippe (Lefzen) seitlich leicht herabhängend. Gez. v. C. O. Petersen.

Über die Art der Spiele der Katze geben die Abbildungen meiner Schriften „Das Tier und wir“ und „Wie die Tiere spielen“ Anhalt genug, so daß ich mich weiter über diesen Gegenstand hier nicht zu äußern brauche. Im übrigen möchte ich dieserhalb auch noch textlich auf mein Buch „Wie die Tiere spielen“ verweisen.

Die Erregung der Aufmerksamkeit macht sich bei Hund und Katze körperlich verschieden bemerkbar. Bei beiden sehen wir ein Aufhorchen, ein Anspannen der Sinne; der Gesichtsausdruck jedoch ist beim Hund (Abb. 3) durch das ausdrucksvollere Auge, das Faltenziehen auf der Stirne, die Brauenwirkung lebhafter und vielsagender als bei der Katze. Kommt sodann beim Hund die Lust am Kampf zum ungestümen, offenen Angriff unverhüllt zum Ausdruck, so sehen

wir die Katze in allerlei Schleichstellungen übergehen. Für sie bleibt das anzugreifende Tier (Maus, Ratte, Wiesel, Vogel usw.) nur Fraßangelegenheit, daher das Zielen, Bemessen des Sprunges usf. Der Hund jedoch kämpft, um den Gegner zu besiegen oder ihn aus dem Felde zu schlagen, ihn zu töten (wenn auch bei wildernden Hunden das Raubtier voll herauskommt).



Abb. 4. Mandrill in Wut

Das Kopfhaar namentlich in Richtung des Kammes gesträubt. Mund geöffnet, Nasenlöcher aufgesperrt. Das Auge funkelt, und die Hände werden unter Hervorbringen eines bellenden Lautes mit hastiger Gewalt auf den Boden gestemmt.

Gez. v. A. Achleitner.

Überblickt man die hier dargestellten Vorgänge, so wird man sich sagen müssen, daß ein Teil derselben durch Einwirkung der menschlichen Psyche auf die tierische veranlaßt wird, ein anderer durch Einwirkung eines Tieres auf ein anderes, wieder andere betreffen Anreize (Maus), die mit dem Nahrungs- oder (rollender Gegenstand) Spieltrieb im Zusammenhang stehen. Das wichtigste jedoch ist für unsere Zwecke die Tatsache, daß weitgehende

psychische Vorgänge zu konstatieren sind und eine Einwirkung von Psyche auf Psyche stattfinden kann.

Von den Vorgängen der Aufmerksamkeit abgesehen, handelt es sich bei den geschilderten Vorgängen um die Psychologie der Gefühle im weiteren Sinne, um Affekte und die sogenannte zeitweilige Gemütslage des Tieres. Ohne Frage gehören die Gefühle zu den vergänglichsten und schwierigsten psychischen Gebilden. Von einem bestimmten Vorstellungsinhalt erfüllt, vermögen sich



Abb. 5.
Kopfhaltung und Gesichtsausdruck des ruhig dahinschreitenden Kamels.
Bezeichnend ist der verschleierte Blick. Gez. v. C. O. Petersen.

die Gefühle intensiv zu steigern und ohne scharfe Grenze in Affekte überzugehen. Diese lassen sich wohl namentlich in ihrem Ablauf und ihrer starken Wirkung auf das Subjekt, das von ihnen vollständig beherrscht wird, als eine eigenartige Gemütslage von anderen seelischen Zuständen abgrenzen, jedoch können sie ebenso rasch abbrechen. Ein Gefühlsinhalt kann sprunghaft in einen anderen umschlagen, wie wir bei dem Hunde gesehen haben. Freude kann in Schmerz übergehen, Zorn unvermittelt ohne sicht-

lichen Übergang zur Wut sich steigern, diese aber auch ganz plötzlich, wenn die äußeren Einwirkungen gegeben, in Furcht umschlagen usf. Andererseits können die Affekte auch einen normalen Verlauf nehmen, sich bis zu einem gewissen Höhepunkt steigern, um sodann allmählich auszuklingen.

Der körperliche Ausdruck für solche Affekte ist uns ein sicherer Gradmesser für den Ablauf und das Vorhandensein derselben. Gesicht im weitesten Sinne, Ohrmuschel, Schwanz, Haar,



Abb. 6. Kamel im Zorn

Klaffender Mund mit herabhängender Unterlippe. Das Auge verliert an Ruhe, das Ohr wird etwas angezogen und der Kopf zurückgenommen. Die Zähne werden vorübergehend sichtbar. Gez. v. C. O. Petersen.

Federn, Stellung des Körpers im ganzen, Schwanz, Körperanhänge wie Haut- und Luftsäcke usw. deuten untrüglich auf den Verlauf innerer Vorgänge hin (Abb. 4—8).

Das Erlöschen eines Affektes bedeutet auch äußerlich die Rückkehr in die gewohnheitsmäßige Haltung des Tieres, der sprunghafte Übergang eines Affektes in einen anderen wird mitunter durch scheinbar für die psychische Welt ganz bedeutungslose Organe wie den Schwanz ausgedrückt, ja man hat mit Recht diesen ein Barometer für die Gefühle genannt.

Ich sah in diesen Tagen an einem Schäferhund eine schmerzvolle Operation am Geruchsorgan vornehmen. Das Wimmern und Heulen, das ich im übrigen phonographisch zur Aufnahme brachte, das Schütteln des ganzen Körpers, der eingezogene Schwanz und anderes deuteten auf große Schmerzen hin. In dem Augenblick jedoch, wo die Operation zu Ende war und das Tier losgelassen wurde, sprang derselbe Hund freudig erregt im Operationsraume umher, bellte ausgelassen und zeigte alle Gebärden eines freudigen Affektes.



Abb. 7. Marabu
Brotkugeln mit dem Schnabel auffangend und somit etwas aus seiner Ruhestellung gebracht. Luftsack herabhängend. Im Hintergrund ein Tier mit dem charakteristisch gesenkten Schnabel. Gez. v. A. Achleitner.

* * *

Weitere Fragen beziehen sich auf das Angeborensein oder spätere Auftreten von Affekten.

Ob beispielsweise die Furcht dem Tiere angeboren ist — dem Menschen ist sie nicht angeboren — möchte ich stark bezweifeln, in einigen Fällen ganz bestimmt verneinen. Mit Bienen müssen beispielsweise Hühnchen gewöhnlich erst ihre Erfahrungen machen, Eidechsen, Schlangen und ähnliche Wesen werden wenigstens von elternlos aufgezogenen Hühnchen in keiner Weise beachtet (Leipzig 1916, S. 37). Einst setzte ich mehrere drei Tage alte Hühnchen auf eine Ringelnatter, und als diese sich fortbewegte, suchten die Tierchen, ohne auch nur eine Spur von Furcht zu zeigen, auf der dahinkriechenden Schlange die Balance zu halten und blieben ruhig auf ihr sitzen. Im allgemeinen tritt die Furcht vor Geräuschen eher auf als vor Gegenständen, eine Kombination von Geräusch und einem beweglichen Gegenstand erhöht die Eintrittsmöglichkeit dieses Affektes. Dieser tritt jedoch sofort auf,

wenn andere Tiere, die bereits die Furcht kennen, mit den sorgfältig vor ihr bewahrten zusammenkommen. Dann wird sie wohl suggestiv übertragen.

Hierher gehören auch Fragen über das Auftreten der Abneigung einiger Tiere gegen die rote Farbe. Ich sah einst, wie ein Teller mit roten Rüben an einem sechs Wochen alten Truthahn vorübergetragen wurde, worüber das Tier in Aufregung geriet und dabei die ersten kollernden Töne hervorzubringen suchte.



Abb. 8. Marabu
Das in Wut versetzte Tier streckt den sonst angezogenen Kopf hoch. Der Schnabel wird geöffnet, der Luftsack stark aufgetrieben, so daß ein Stück desselben sogar über die Halswirbel hinausstrebt. Gez. v. A. Achleitner

Wie weit selbst bei nahestehenden Arten die Ausdrucksformen auseinandergehen, zeigen uns die Affen. Nicht selten bezeichnen die Gesichtsausdrücke zweier Arten, insbesondere auch die Laute für ein und dieselben Affekte, fast bis zum Gegensatz abweichende Formen. Auch das Zurückziehen der Ohren in Zorn und Wut darf nicht verallgemeinert werden. Ich möchte dieserhalb auch auf das Lama (Abb. 9 und 10) und den Stier verweisen. Im Gegensatz zu diesem legt der wildgewordene Stier seine Ohren nicht an.

Pendeln mit dem Schwanz kann Unruhe und Behagen ausdrücken. Ich beobachtete Kühe bei den Klängen einer Bauernkapelle und in einem Falle bei den Tönen eines Tenors. Die Tiere quittierten zwar nicht hier wie dort mit erschütternder Komik, lauschten aber aufmerksam den Tönen und begleiteten sie

mit regelrechtem Wedeln des Schweifes in Höhe der Lendengegend. Bei den Katzen deutet das Pendeln des Schwanzes stets Unruhe und Mißbehagen, beim Schwein Behagen an.

Ich habe es bisher vermieden, zu den Affekten Schmerz und Freude, Furcht und Schreck, Zorn und Wut noch andere hinzuzufügen. In der heutigen Literatur begegnen wir noch der Grausamkeit, der Herrschsucht, dem Willen zur Macht, der Frechheit, Großmut, der Falschheit u. a., Affekten und Gefühlen also, welche zu einem großen Teile mit Ich-Gefühlen (Selbstbewußtsein), mit jenen intellektuellen Graden zusammenhängen, die nur dem Menschen eigen sind. Denn schließlich verfügt nur der Mensch allein über eine zwingende Logik, über die Beherrschung der Zeit in ihren drei Formen, nur er vermag einen reichen Lebensinhalt und seinen Gedankengang auf sein Ich, sein Selbstbewußtsein, wie in einem Brennspiegel zu vereinigen. Dem vornehmlich Augenblicks- und Gegenwartswesen Tier, ohne Tradition und Sprache in unserem Sinne, fehlen diese psychischen Eigenschaften, so daß die Kluft zwischen Mensch und Tier für immer klaffen wird.



Abb. 9. Lama in konzentrierter Aufmerksamkeit

Sämtliche Sinnesorgane drängen nach vorne. Der Mund ist (wie bei aufhorchenden Menschen) etwas geöffnet, die Oberlippe leicht aufgeworfen.

Gez. v. C. O. Petersen.

Immerhin glaube ich zugunsten des Tieres noch einige Affekte zu den vorher angedeuteten hinzufügen zu können. Dahin gehört eines der elementarsten Gefühle, der Futterneid, und vielleicht auch noch die Spuren jener Gefühle, die wir gewöhnlich mit Eifersucht bezeichnen. Der Futterneid kann sich in seinen krassesten Formen selbst da zeigen, wo Überfluß vorhanden ist. Wir sehen ihn namentlich bei Raubtieren (Hunden), die vor gefüllten Schüsseln



Abb. 10. Lama vor dem Spucken

Die Ohren sind weit zurück- und eng an den Kopf angelegt. Dadurch verlängern sich Auge und Nasenlöcher, wie denn auch der ganze Kopf flacher wird. Die Lippen klaffen seitlich und werden mit einem Male geöffnet. Der Hals erhält eine leichte Biegung. Der Ausdruck wirkt bösartig.

Gez. v. C. O. Petersen.

stehen, wo jeder Gelegenheit hat, sich satt zu fressen und wo doch der eine über den anderen herfällt. Friedliche Tiere, wie Pflanzenfresser, weiden ruhig nebeneinander, werden sie aber auf einen kleinen Raum zusammengedrängt, so geht es ohne Püffe und Stöße bezw. Kämpfe nicht ab. Dem Ausdrucke nach unterscheidet sich der Neid wenig von dem Affekte des Zornes und der aus diesem entspringenden Wut; denn das Hin- und Herschwanken zwischen zwei Gefühlen (des Hungers — Fraßstück — und des An-

griffes auf den Gegner) gibt uns keine deutliche Vorstellung der verschiedenen Affekte. Auch sehen wir es nicht selten bei einem Zähnefletschen oder sonst einer drohenden Gebärde bewenden, und der Affekt verläuft von uns aus gesehen als Zorn und Wut. Ähnlich ist es mit dem Geschlechtsneid (Kampf um das Weibchen).

Eifersucht können wir namentlich an Hunden beobachten, wenn wir den einen hätscheln und den anderen nicht beachten usf.

Keckheit und Frechheit sind relative Begriffe, im Range von Nutzen und Schaden. Was der eine zahm nennt, sieht der andere als Frechheit an, was für den einen nützlich ist, gilt für den anderen schädlich. Der Fuchs wird uns beispielsweise schädlich, wenn er auf den Hasen geht, dieser schädlich, wenn er den Kohl frißt, das Huhn schädlich, wenn es in den Garten kommt, der Fuchs schädlich, wenn er das Huhn frißt usf. — Die Falschheit der Katze existiert nur noch in dem Gehirn unpsychologisch denkender Menschen.

Es wäre sehr an der Zeit, die Literatur von irrtümlich angewandten Ausdrücken für Gefühle und Affekte zu befreien; der neue BREHM hat den Anfang gemacht, ist aber doch auf halbem Wege stehen geblieben.

Vom Vogel sagte ich, daß er weniger Ausdrucksfähigkeit besitze als das Säugetier. Wenn wir uns an das Aufblähen des Gefieders, an die mitunter recht eindrucksvollen Schreck- und Imponierstellungen erinnern (Kranich, Abb. 11), an den schreienden Raubvogel und die verschiedenen ausdrucksvollen Stellungen balzender Vögel, an die charakteristische Haltung und das ungeordnete Gefieder eines von Krankheit und Schmerz befallenen Tieres, dann müssen wir uns sagen, daß auch der Vogel starke Ausdrucksmöglichkeiten besitzt, jedoch der festgefügte Schädel, das Fehlen eines Gesichtes und der durch die befiederte Umgebung stark beeinträchtigte Ausdruck des Auges das Sichtbarwerden innerer Vorgänge stark behindern.

Mit dem Ausdruck des Auges berühre ich einen strittigen Punkt. Ich habe im Gespräch mit Anatomen die Ansicht gehört, daß das Auge an sich ausdruckslos sei, es sei lediglich die Umgebung, die ihm Ausdruck gäbe, ja, ein lebendes und ein totes Auge unterschieden sich nicht. Ich möchte dem widersprechen. Im freudigen Affekt oder im Kampfe — selbst bei kämpfenden

Hähnen — kann durch das Aufleuchten oder Rollen der Augen ein gewisser Glanz (Feuer) in das Auge treten. Das kranke Auge ist glanzlos. Immerhin ist das ein Punkt, der wie manch anderer auf unserem Gebiete einer sorgfältigen Prüfung bedarf. Auch ist wie in der menschlichen Physiognomie eine Unterstützung durch den Anatomen geboten, insbesondere sind es die Gesichtsmuskeln der Tiere, die eines sorgfältigen auf entsprechenden anatomischen Kenntnissen beruhenden Studiums bedürfen.



Abb. 11. Jungfernkranich in Schreckstellung

Das Tier, in Wut versetzt, öffnet unter Hervorbringung eines Zischlautes den Schnabel. Hals- und Brustfedern gesträubt, die Seidenbüsche abstehend.

Gez. v. A. Achleitner.

Nicht nur die Affekte und anderen Gemütszustände, auch die intellektuellen Vorgänge und solche auf dieser Linie liegende bedürfen einer sorgfältigen Erforschung des Ausdruckes. Dahin rechne ich die Vorgänge der Aufmerksamkeit der Tiere, die tierische Neugierde, wie sie sich namentlich bei Katzen, Hunden, Mungos, Ziegen u. a. zeigen. Die bei dieser Gelegenheit auftretenden Bewegungen erstrecken sich nicht nur auf das Gesicht, sondern vielfach auch auf den ganzen Körper, wenn auch nicht in dem gesteigerten Maße wie bei den Affekten.

Verschiedene Tiere vermögen auf den ersten Blick durch ihren natürlichen Ausdruck zu blenden. Ich erinnere an die Insekten vom Schlage der *Mantis religiosa*, die in ihrem Chitinpanzer zu einem frappierenden Ausdruck erstarrt ist. Aber auch höhere Tiere wie Eulen (Gesicht), Eichhörnchen (durch den Gebrauch der Vorderarme), insonderheit Affen vermögen durch die sie auszeichnenden Bewegungsarten unser Urteil über intellektuelle Vorgänge nicht selten zu beeinflussen.

Außer dem einzelnen Tier gibt auch die Masse gleichen Anlaß zu wertvollen Beobachtungen in bezug auf psychische Vorgänge und Körperausdruck, sei es, daß ein und derselbe Affekt die ganze Masse erfüllt, wie etwa die Panik (wo namentlich das suggestive Moment wie ein zündender Funke durch die Reihen springt) oder wie im behaglichen Beisammensein (Weide, Ruhe) die gleiche Beschäftigung oder Nichtbeschäftigung dieselbe Wirkung erzielt usw.

* * *

Einer eigenartigen Ausdrucksweise bedienen sich die buchstabierenden und rechnenden Pferde und Hunde, nämlich der Klopfmethode, einer Mitteilungsart, der wir bei solchen Geschöpfen niemals in der Natur, wohl aber im Zirkus (Dressur) häufig begegnen; denn sie ist für diese Tiere nutz- und zwecklos.

Über die intellektuellen Leistungen der in letzter Zeit namhaft gemachten Pferde und Hunde ist die Tierpsychologie noch zu keinem Resultat gekommen. Nach den Darstellungen der Anhänger und Verteidiger solcher „Phänomene" geht die Intelligenz dieser Wesen in keiner Weise konform mit den entsprechenden Fähigkeiten und der geistigen Entwicklung selbst der begabtesten Schüler und auch nicht mit der geistigen Entwicklung der Menschheit als ganzes. Schon die Übersicht über einen über 100 oder mindestens 1000 hinausgehenden Zahlenraum mag dem prähistorischen Menschen so ferne gelegen haben wie den wilden Völkern. Jedenfalls war die Entdeckung eines solchen Zahlenraumes einschließlich der Operationsmöglichkeiten innerhalb desselben, ja schon innerhalb des Zahlenraumes zwischen 1 bis 10 eine geistige Großtat, und man könnte wohl a priori meinen, daß Geschöpfe, die solcher Leistungen fähig sind — und diese muß man den Aussagen der Besitzer nach als zum Teil schöpferische bezeichnen —, mindestens auf anderen Gebieten, wie etwa der Sprache, ähnliches

hervorbringen müßten. Fraglos läge das Wachsen der Sprache im Interesse des Mitteilungsbedürfnisses der Tiere. Aber diese stagniert selbst bei den intelligentesten, woraus die Traditionslosigkeit der Tiere folgt.

Daß die laienhaften und konfus-naiven Bücher vom Schlage einer PAULA MOEKEL oder einer HENNY KINDERMANN von Laien kritiklos hingenommen werden, ist durchaus nicht zu verwundern, das ist Anrecht des Laien. Wenn jedoch derartige Bücher von Zoologen verteidigt werden und die krasse Unwissenheit um psychologische Dinge, um wissenschaftliche Methoden übersehen wird, so ist das ein neuer Beweis für den wenig erfreulichen Stand der Tierpsychologie. Man verzichtet freimütig auf alles, was dem Fachmann unerläßlich ist. Man verlangt nicht nach Protokollen über den Anfangsunterricht und den Fortgang dieses Unterrichts, man erfährt nicht, wie das Tier lernt, wie sein Sprachverständnis fortschreitet, man achtet nicht auf Irrtümer, vielmehr man entschuldigt sie.

Einige Proben aus dem Buch „Rolf" mögen das Gesagte illustrieren.

An ihm wurde eines Tages entdeckt, daß er einfache Aufgaben des Addierens, Subtrahierens und Multiplizierens fehlerfrei löste. „Daß daraufhin die Versuche fortgesetzt wurden, war selbstverständlich; es dauerte nicht lange, bis Rolf auch schwierige Aufgaben, die sich oft bis in die Tausender hinein erstreckten, löste. (Hier vermißt man Aufzeichnungen über die Art der Versuche und der Lösung). Stand also für mich fest, daß Rolf rechnen könne, so waren wir doch über die Art, wie das Tier die Lösung fand, völlig im Unklaren" (!!!). „Da Rolf die Antworten jeweils in meine Hand klopfte, lag für uns die Deutung nahe, daß hier ein feines Nervenempfinden des Tieres vorliege, das meine sich in die Hand übertragende Vorstellung an leisen Bewegungen verspüre, daß also ein äußerer, mechanischer Vorgang als Erklärung dieser auffallenden Erscheinung anzunehmen sei. Zweifelnd an dieser Auffassung, die hauptsächlich mein Mann vertrat, wurde ich dadurch, daß ich mehrere Male in meiner Vorstellung eine andere Lösung hatte, als Rolf sie gab. Die Nachprüfung in diesen Fällen aber ergab, daß Rolf richtig und ich falsch gerechnet hatte." Dann heißt es im Buche: „Rolfs außerordentliche Klugheit ließ den Wunsch in mir wachsen, mich mit dem Tier in irgend einer Weise verständigen zu können. Ich begann Rolf zu behandeln

wie ein Kind, bei dem Teilnahme für seine Umgebung zu erwachen beginnt. Was immer er mit unverkennbarer Neugier beschnupperte, erklärte ich ihm umständlich". (Demnach mußte Rolf die Sprache schon beherrschen, nicht nur die konkreten Wörter, sondern auch die Abstrakta, die Für- und Umstandswörter usw.). Sodann: „Oft leistete er mir Gesellschaft, wenn ich an der Schreibmaschine schrieb. Bei dieser Gelegenheit wurde mir offenbar, daß Rolf die Buchstaben kannte. Ich schrieb an meine Eltern und berichtete ihnen auch über meinen gelehrigen Schüler. Als ich „Rolf" schrieb, begann das Tier lebhaft zu wedeln. Ich sah Rolf ganz verwundert an und fragte ihn, ob er denn lesen könne, was ich geschrieben habe? Darauf gab er mir mit glänzenden Augen (!!!) sein „Ja". (Hier hat der Hund entschieden mehr geleistet als irgend ein Mensch in so kurzer Zeit zu leisten imstande wäre, von der Kultur unbeleckte Wunderkinder und werdende Genies nicht ausgenommen.) Rolf machte sich nun selbst ein Alphabet und wählte für die Buchstaben Zahlen, die er klopfte." (Es übertrifft hierin wiederum die glänzendsten menschlichen Leistungen, hier spricht fast nur noch Intuition.)

Merkwürdig ist folgende Stelle: „Nachdem ein Besucher aus Frankreich, Herr Duchatel, in Rolfs Gegenwart erklärt hatte, daß er gerade auf die Lösung schwerer Rechenprobleme keinen Wert lege, da ja Epileptiker und ganz kretinenhafte Menschen oft überraschend gute Rechner seien, weigerte sich Rolf in der Folge, Wurzeln zu ziehen oder sonst schwierigere Aufgaben zu lösen. Ich brachte ihn nicht mehr dazu und mußte dies bei Vorführungen immer wieder betonen. Einem Herrn aus Stuttgart gelang es aber durch gütliches Zureden, das Tier davon zu überzeugen, daß nicht alle Menschen das Gleiche denken. Seitdem ist er wieder bereit, dann und wann eine Wurzel zu ziehen, wenn auch seine alte Freude daran vollkommen ausgelöscht zu sein scheint." (Dieser ganze Passus ist wohl einer der bemerkenswertesten und bedenklichsten des ganzen Buches. Daß der Hund die Ausdrücke „Epileptiker" und „kretinenhafte" Menschen verstand, darf uns nach allem, was vorherging, nicht mehr überraschen.) Endlich noch Folgendes: Würde Rolf die Klopfsprache auch im Verkehr mit seinen Jungen anwenden? Daß es eine Verständigung von Tier zu Tier gab, war mir durch verschiedene Äußerungen meiner Tiere längst zur Gewißheit geworden. Auf Befehl verwandte Rolf die Klopfsprache auch den Tieren gegen-

über, aber aus sich heraus nie. Tatsächlich wurde Rolf von seinem Sprößling Heinz, den er an ein Rattenloch führen wollte und dem er dieserhalb den Hals beklopfte, nicht im mindesten verstanden, ja Heinz zeigte eher Furcht als Freude."

Die Tierpsychologie wird, wie sie das schon einmal getan (Der kluge Hans und dessen Untersuchung durch PFUNGST), an derartigen Dingen auch in der Zukunft nicht vorübergehen. Sie wird schon im Interesse der Gedächtnisforschung — und nach dieser Richtung werden wohl die meisten Resultate bei denkenden Tieren zu verzeichnen sein —, sich mit ihnen befassen müssen. Außerdem geben herausgehobene Individualitäten, Geschöpfe, die geistig wie körperlich ihre Umgebung überragen, bestes Material für die tierische Individualpsychologie, einen Gegenstand, der bisher nicht sonderlich gepflegt wurde.

Die Tiergeschichte weiß verschiedene Wesen zu nennen, die durch irgendwelche Gaben sich auszeichneten, namentlich unter Pferden, Hunden, Affen, Elefanten und auch Wölfen, die nicht selten als berüchtigte Bandenführer oder einzeln jagend von sich reden machten. Wer einigermaßen mit dem Leben der Tiere vertraut ist und einen vorurteilslosen Beobachter sich nennen kann, wird in den höheren Tieren bald individuelle Züge entdecken, sei es auf verstandlichem Gebiete oder auf jenem des seelischen.

DARWIN unterscheidet (Stuttgart 1910, S. 23/24) drei Prinzipien oder Gesetze, die ihm „die meisten Ausdrucksformen und Gebärden zu erklären scheinen, die von dem Menschen und den niederen Tieren unter dem Einflusse verschiedener Seelenbewegungen und Gefühle unwillkürlich gebraucht werden". Diese drei Prinzipien sind: das Prinzip zweckmäßiger assoziierter Gewohnheiten, das Prinzip des Gegensatzes und das Prinzip, „daß Handlungen durch die Konstitution des Nervensystems verursacht werden, vom Anfang an unabhängig vom Willen und in einer gewissen Ausdehnung unabhängig von der Gewohnheit".

Von diesen drei Prinzipien haben die beiden ersten einen psychologischen Einschlag. Beide lauten sehr theoretisch und stehen teilweise auf dem Boden der Utilität.

Besonders interessiert uns hier das zweite, insofern durch dieses die Stichhaltigkeit des ersten und damit seine eigene ins Schwanken kommt. Es heißt da (S. 24): „Gewisse Seelenzustände führen zu bestimmten gewohnheitsmäßigen Handlungen, welche,

nach unserem ersten Prinzip, zweckmäßig sind. Wenn nun ein direkt entgegengesetzter Seelenzustand herbeigeführt wird, so tritt eine sehr starke und unwillkürliche Neigung zur Ausführung von Bewegungen einer direkt entgegengesetzten Natur ein, wenn auch dieselben von keinem Nutzen sind, und derartige Bewegungen sind in manchen Fällen äußerst ausdrucksvoll."

Zur besseren Verdeutlichung dieser wörtlich angeführten Stellen glaube ich noch zwei andere hierhersetzen zu müssen:

„Da das Vermögen der gegenseitigen Mitteilung sicherlich für viele Tiere von großem Nutzen ist, so hat die Vermutung a priori nichts Unwahrscheinliches in sich, daß Gebärden, welche offenbar entgegengesetzter Natur sind, verglichen mit denen, durch welche gewisse Gefühle bereits ausgedrückt werden, zuerst willkürlich unter dem Einflusse eines entgegengesetzten Gefühlszustandes angewendet worden sein dürften. Die Tatsache, daß die Gebärden jetzt angeboren sind, bietet keinen gültigen Einwurf gegen die Annahme dar, daß sie ursprünglich beabsichtigt waren; denn werden sie viele Generationen hindurch ausgeführt, so werden sie wahrscheinlich schließlich vererbt werden" (S. 53).

„Da die Ausführung gewöhnlicher Bewegungen entgegengesetzter Art, unter entgegengesetzten Willenseinflüssen, bei uns und den niederen Tieren zur Gewohnheit geworden ist, so erscheint es, wenn Tätigkeitsäußerungen einer bestimmten Art mit bestimmten Empfindungen oder Erregungen in feste Assoziation zu einander getreten sind, natürlich, daß Handlungen einer direkt entgegengesetzten Empfindung oder Erregung unbewußt durch Gewohnheit und Assoziation ausgeführt werden. Nur nach diesem Grundsatz kann ich es verstehen, auf welche Weise die Gebärden und Ausdrucksformen, welche unter die Rubrik der Gegensätze gehören, entstanden sind. Wenn sie freilich dem Menschen oder irgend einem Tier zur Unterstützung inartikulierter Ausrufe oder der Sprache von Nutzen sind, so werden sie auch willkürlich angewendet und die Gewohnheit dadurch verstärkt werden. Mögen sie aber als ein Mittel der Mitteilung von Nutzen sein oder nicht, so wird doch die Neigung, entgegengesetzte Bewegungen bei entgegengesetzten Empfindungen oder Erregungen auszuführen, wenn wir nach Analogie urteilen dürfen, durch lange Übung erblich werden; und darüber kann kein Zweifel bestehen, daß mehrere von dem Prinzip des Gegensatzes abhängige Bewegungen vererbt werden" (S. 57).

Diese echt „darwinistischen" Anschauungen über die Entstehung von bestimmten Handlungen treffen wir im übrigen auch in DARWINs Instinkttheorie, und noch heute begegnen wir einer Reihe von Anhängern solcher Ansichten. Im Grunde genommen sind sie so unpsychologisch wie jene über die Instinkte. Allerdings tritt bei letzteren der Widerspruch noch greller zutage. Die Tiere müßten einmal klüger gewesen sein wie heute, sie müßten mit Überlegung ausgeführt haben, was sie heute mechanisch tun, kurzum, sie wären in psychischer Hinsicht degeneriert. Das Prinzip des Gegensatzes, wie DARWIN es ausführt, bewertet seelische Begriffe und Handlungen in psychischer Hinsicht ungleich und läßt sie gewissermaßen mosaikartig entstehen. Es ist nicht einzusehen, weshalb Freude nicht ebensoviel Anspruch hat, ein elementarer Affekt zu sein, wie Schmerz, ja vom Standpunkt des Nutzens aus gesprochen, ein Standpunkt, der außerordentlich anfechtbar ist, ist diese für den Rhythmus des Lebens, für das gesamte Nervensystem und den Blutumlauf, nützlicher als ihr Gegenteil. Lebensbejahende Faktoren sind im allgemeinen betonter und ausgeprägter als ihr Gegenteil.

Worauf es hier ankommt, ist ein anderes: Schmerz wie Freude, Lust wie Unlust, sind ursprüngliche Affekte und nicht nacheinander entstanden, und so werden auch die Handlungen, in unserem Sinne die Ausdrucksbewegungen, an dieselbe Ursprünglichkeit gebunden sein. Wie sie entstanden sind, das wissen wir nicht, und vielleicht ist ein glattes Zugeständnis an die Rätselhaftigkeit der Vorgänge vernünftiger als eine unhaltbare, die Natur der Dinge verzerrende Theorie.

Die auf Lebensfreude und Kraftentfaltung gestimmten Spiele der jungen Tiere würden, von DARWINs Theorie aus gesehen, sich nur allmählich eingefunden haben. Das Nervensystem hätte demnach eine seiner besten Qualitäten längere Zeit vorenthalten bekommen.

Wie bei DARWIN, so sehen wir heute noch tierpsychologische Fragen durch nicht stichhaltige entwicklungsgeschichtliche Theorien eingeengt, den Gegenstand leider in seiner Entwicklung hemmend.

Von der Sprache der Tiere

Neben den Ausdrucksmitteln des Körpers verfügen die höheren Tiere über sprachliche Ausdrucksmöglichkeiten. Ihre Sprache unterscheidet sich von der des Menschen dadurch, daß sie

keine Lautsprache in unserem Sinne ist, nicht artikuliert gesprochen wird, daß sie weder Konkreta noch Abstrakta kennt, überhaupt kein Wortschatz vorliegt und somit von einem Wachstum der Sprache nicht die Rede sein kann. Sie bleibt immer dieselbe und beschränkt sich bei den einen nur auf wenige Laute, während sie bei anderen, so bei vielen Vögeln, einen größeren Umfang annehmen kann. Daß die Sprache der Tiere mit dem körperlichen Ausdrucksvermögen in sehr nahen Beziehungen steht, ist bereits erwähnt. Der aus irgend einem Grunde heulende Hund, die miauende Katze, die gluckende Henne, das grunzende Schwein usw. verbinden mit den betreffenden Lauten stets bestimmte Gebärden ihres Körpers. Haltung desselben, Stellung der Ohren, des Schwanzes, Sträuben der Haare oder Federn und anderes geht mit dem einen oder anderen bestimmten Laut Hand in Hand. Wenn die aus irgend einem Grunde erregte Bruthenne mit aufgeblähtem Gefieder unter der Schar ihrer Jungen im Kreise sich dreht oder auf einen Hund oder eine Katze losfährt, oder die Gans langgezogenen, steifen Halses auf einen Gegner zugeht oder eine andere, die sich von der Herde etwas entfernt hat und wieder zurückkehrt, sanftgebogenen Halses ihre Schwestern begrüßt, dann gehen alle diese Bewegungen nicht nur nicht lautlos vor sich, sondern es ist ein ganz bestimmter Laut, der sich mit den betreffenden Bewegungen verbindet und in allen den gleichen Fällen mit großer Sicherheit wiederkehrt.

Die Sprache der Tiere ist nicht nur den betreffenden Artgenossen, sondern auch solchen anderer Art verständlich. So bewirkt das Bellen eines Hundes jenes eines entfernter wohnenden Hundes (wobei von diesem zwischen Freuden- oder Schmerzgeheul wohl unterschieden wird); das nächtliche Brüllen eines Löwen, der Warnruf der Schwalben, Krähen, Gänse, Hühner usw. wird nicht nur von den Familienmitgliedern, sondern auch von fremden Tieren richtig eingeschätzt. Daher sehen wir auch, wie auf Warnrufe hin beispielsweise die Vögel in Feld und Wald sich scharen oder sich verstecken oder, wie die Krähen, sich zum Kampfe einstellen usf.

Daß selbst so verschiedenartige Tiere, wie Ziegen und Hühner, die nicht selten freundschaftlich nebeneinander leben, auf sprachliche Äußerungen gegenseitig reagieren, erfuhr ich in diesen Tagen. Ich tötete ein junges Hähnchen im Gebüsch meines Gartens, und als dieses Tier einige Schmerzenslaute von sich gab, kamen meine

auf der angrenzenden Wiese weidenden Ziegen mit vorwärts gehaltenen Ohren und aufrecht stehendem Schwanze an den Gartenzaun gerannt, ohne mich im übrigen gesehen zu haben.

Das Umgekehrte erfuhr ich, als eine kleine Ziege auf der Wiese von einem Hunde angefallen wurde.

Das Tier schrie in zusammenhängenden Lauten, wie ich sie bis dahin nie an Ziegen gehört, und alle Hühner, die zu der Zeit von den Ziegen räumlich getrennt waren und diese auch sonst nicht sehen konnten, erhoben starke Warnrufe und zeigten große Unruhe.

Die beiden Fälle, insbesondere der letzte, zeugen von einem weitgehenden Empfinden verschiedengearteter Wesen für die Lage des Bedrängten. Ich möchte den Gedanken an soziale Gefühle bei derartigen Anlässen durchaus nicht in den Vordergrund rücken, vielmehr scheinen die Tiere die Bedeutung von ungewöhnlichen, in höchster Angst oder größtem Schmerz hervorgebrachten Lauten instinktiv zu ahnen. Jedenfalls handelt es sich da um ursprüngliche Gemütszustände, die ohne Assoziationen auftreten.

Die Zahl der Laute ist bei den einzelnen Tieren sehr verschieden und von deren Entwicklungsstufe unabhängig bezw. diese scheint mit der intellektuellen Seite der Tiere nicht recht viel zu tun zu haben und mit ihr auch nicht im Zusammenhang zu stehen. Sonst wäre es nicht denkbar, daß beispielsweise unsere nicht gerade intelligenten Haushühner eine außerordentlich große Zahl von Lauten von verschiedener Bedeutung hervorzubringen vermögen und durch diese verschiedenen Stimmungen Ausdruck geben können. Schon den jungen Hühnchen stehen, wie ich früher einmal nachgewiesen habe (Leipzig 1916, S. 89), sieben verschiedene Laute für ihre Begehren, Gefühle und Affekte zur Verfügung; diese Zahl wächst mit dem Eintritt der Geschlechtsreife und vermehrt sich bei der Henne, sobald sie zu brüten beginnt und später junge Küken führt.

Hier berühre ich einen Punkt, dem ich erstaunlicherweise bisher in der Literatur nicht begegnet bin. Ich meine den Einfluß des Geschlechtslebens auf die Sprache. Verschiedene Vögel und Säugetiere haben im jugendlichen Alter nach Umfang und Klangfarbe eine von den alten abweichende Sprache. Etwas vor Eintritt der Pubertät (Hühner beispielsweise) beginnen einige Laute für immer auszuscheiden, andere bestehen mit anderer Klang-

farbe weiter und verschiedene Laute kommen neu hinzu wie etwa das Gackern, das sogen. Singen der Hennen, das Glucken der Bruthenne, das Krähen des Hahnes, die Lockrufe beider usf. Die Zahl der Warnrufe wächst bei beiden Geschlechtern, und es ergeben sich somit Forschungsaufgaben wie folgende:

Welche Laute bringt das Tier mit zur Welt, bezw. welche sind bereits im angepickten Ei hörbar? (Piepen und Schmerzlaute bei Berührung der Eihaut.)

Welche werden in den ersten Tagen hinzugelernt?

Welche treten mit der Pubertät auf?

Wie äußert sich das Mutieren?

Wie differenzieren sich sprachlich die Geschlechter?

Welche Laute treten beim Brutgeschäft auf, um dann wieder zu verschwinden?

Welche Laute können als stimmlich und welche als rein mechanische angesehen werden?

Ich habe schon mehrfach Hähne durch Abschneiden der Kehle getötet, wobei die Tiere nach Ausführung des Schnittes einen Laut hervorbrachten, den sie auch da und dort schon auf dem Hühnerhofe geäußert hatten.

Wie entstehen die absonderlichen Laute, wie etwa das Kollern des Puters? Das Schnurren der Katze?

In welchem Alter treten mit den Affekten der Angst und des Schmerzes entsprechende Laute auf? Diese Frage drängte sich mir bei einem sechs Wochen alten Kater auf, der bis dahin nur piepsende Töne hervorbrachte bezw. auch schnurrte und wenn ihm ein Hund in den Weg kam, fauchte und spuckte, der aber einmal, in große Angst versetzt, die miauenden Töne einer erwachsenen Katze in den verschiedensten Variationen äußerte.

Sodann, wie unterscheiden sich Laute von gleicher Qualität der Intensität nach? Katzen beispielsweise schnurren anders vor Tisch wie nachher (vorher aufgeregt und hastig, hinterher oder im Bett behaglich). Ähnlich ist es mit dem Miauen.

Endlich müssen wir uns fragen: Wie groß ist die Zahl der Laute, die ein Tier dem Ausdruck nach hervorzubringen vermag? Auch hierüber existieren nur ganz ungenaue Angaben.

Die gesanglichen Laute eines männlichen Singvogels scheinen trotz ihrer Mannigfaltigkeit (Nachtigall) nur eine Art von Gefühlen auszudrücken, gleichviel, ob es sich um langstrophige Lieder

oder um kurz wiederkehrende Wiederholungen handelt. Sie sind gewissermaßen **eine Formel für eine Art von Gefühlen.** Neben diesen gesanglichen Äußerungen vergessen wir nur zu leicht die anderen Laute desselben Tieres für Schmerz, die zärtlichen Töne für die Jungen und dergl. mehr, die psychologisch nicht weniger interessant sind als die erstgenannten.

Laienhafte Vorstellungen gehen dahin, daß die Tiere unsere Sprache weitgehend verstünden. Gewiß verstehen sich namentlich Hunde auf Einzelheiten unserer Sprache, insonderheit auf solche, die sich auf die Alltäglichkeiten des Hundelebens beziehen. Man darf aber nicht vergessen, daß wir bewußt oder unbewußt unsere Worte mit Gebärden begleiten und die Tiere oft mehr dem Tonfall als dem Wort entnehmen. Wenn man dasselbe Wort, das bei einem Hund irgend einen Affekt auszulösen vermag, innerhalb eines Satzes unbetont läßt, also es nicht hervorhebt, und vor allem jegliche Geste vermeidet, dann wird man bald zur Einsicht kommen, wie weit das Sprachverständnis geht. Leider haben verschiedene Schriften über rechnende und buchstabierende Hunde verwirrend gewirkt und mancher blinde Verteidiger solcher Anschauungen hat gezeigt, wie wenig vertraut er mit dem wissenschaftlichen Rüstzeug für derartige Untersuchungen ist.

Über die Vermenschlichung tierischer Laute sind wir leider noch nicht hinausgekommen. Brehm und andere Bücher bieten nach dieser Hinsicht noch Beispiele genug. (Das „Kickericki" des Hahnes, das „Wau-Wau" des Hundes usw. usw.) Die Vermenschlichung der verschiedenen Laute unserer Vögel usw. wird selbst in der Zoologie nicht verschwinden, bis wir uns dazu entschließen können, allen Ernstes an die **Phonetik** der Tiersprache heranzugehen. Ich habe schon mehrfach, zuletzt in der Zeitschrift „Natur" (Leipzig, Heft 7/8, 11. Jahrg.) auf die **phonographische Aufnahme** der Sprache bekannter Tiere hingewiesen und verspreche mir von dieser Methode manchen Vorteil. Jedenfalls dürfte sich meine Vermutung, daß die Tiere nicht in dem Sinne über Vokale und Konsonanten verfügen, wie wir sie ihnen unterlegen, bestätigen, auch dürfte vielfach da mit einem Geräusch zu rechnen sein, wo wir Töne ansetzen. Wie meine Beobachtungen an Hähnen ergaben, verfügen diese Tiere über kein „k", das „i" ist außerordentlich zweifelhaft, nur da und dort (es kommt auch noch die Verschiedenheit der Hühnerrassen in Betracht) ist ein Anklang an ein „i" vorhanden.

Die phonographische Aufnahme hat den Vorteil, daß die einzelnen Laute sich beliebig oft vorführen lassen und man sie in verschiedener Geschwindigkeit ablesen kann. Außerordentlich wünschenswert wäre es, wenn solche Aufnahmen von einer größeren Anzahl von Forschern gemacht und unter Heranziehung von Phonetikern studiert würden.

Mit der phonographischen Aufnahme ließen sich wohl auch kinematographische und photographische verbinden. Das hätte den Vorteil, die mit der Lautsprache verbundene körperliche Ausdrucksbewegung festzuhalten.

Ich nahm vor kurzem das Phonogramm von einer Anzahl von Hühnern, darunter einer Glucke mit ihren Jungen, auf. Den Tieren wurde Futter gestreut, so daß sie bald ihre bekannten Freßlaute (Behagen ausdrückend) ertönen ließen. Dazu kam da und dort ein Schmerzlaut gelegentlich eines Schnabelhiebes. Nun ließ ich plötzlich eine Katze auftreten, so daß mit entsprechenden Ausdrucksbewegungen begleitet, eine Reihe von Warnrufen durch die Hühnerschar ging. Sämtliche Laute, dazu das Schreien eines fliehenden Kükens und noch einige andere konnten gut aufgenommen werden, und es wäre sicherlich von Vorteil gewesen, wenn eine entsprechende Illustration die Ausdrucksbewegungen festgehalten hätte.

Wie weitgehend die psychische Einwirkung selbst nur der Stimme eines Tieres auf ein anderes sein und Affekte auslösen kann, ohne daß das affizierende anwesend ist, zeigt folgender Versuch. Ich nahm eines Tages die Stimme einer Katze phonographisch auf und ließ dann das Phonogramm einen Hund hören. Dieser zeigte sofort dieselbe affektive Stimmung, die er, obwohl Gesichts- und Geruchssinn nicht mehr in Frage kamen, bei Gegenwart von Katzen an den Tag legte. Nur eines kam als neu hinzu, eine merkliche Unruhe, insofern er nach dem Tiere suchte und im übrigen falsch lokalisierte.

Zeigt dieser Vorgang, wie sich Beobachtung und Versuch glücklich ergänzen, so muß doch zugegeben werden, daß das Hauptgewicht bei solchen Erscheinungen auf die Beobachtung zu legen ist und die Beobachtung wohl als erster Faktor in Rechnung zu setzen ist.

Schluß

Psychische Entwicklung des Tieres, körperliche Ausdrucksformen und Tiersprache werden von der Tierpsychologie bisher wenig betont. Neben diesen Kapiteln wird die Tierpsychologie in weitgehendstem Maße sich der Analyse der Instinkte, dem Triebleben, dem Lernen der Tiere zu widmen haben.

Ob wir zu einem vollendeten psychoanalytischen Abbau der Instinkte jemals kommen werden und ob das Wort Instinkt überhaupt einmal aus der Tierpsychologie verschwinden wird, wie G. BOHN (S. 114) meint, ist nicht anzunehmen. Der unter allen Umständen rätselhafte Rest jener Handlungen sucht nicht unbedingt nach einem anderen Wort, zumal wissenschaftliche Begriffe fehlen werden. Von reichen Zukunftsaufgaben zeugen die Abänderungen und Durchkreuzungen von Instinkten sowie die Ansätze zum Lernen in direkter Anknüpfung an erworbene Instinkte.

Das Lernen betrifft die Kindheit der Tiere sowohl als auch das erwachsene Wesen.

Wie lernt das Tier? Das elternlose und das unter der Führung seiner Eltern stehende? Wie sammelt es Erfahrung? Wie grenzen sich intellektuelle Prozesse gegen Instinkte, Reflexe und automatische Prozesse ab? In welchem Maße ist das Gedächtnis der tierischen Kindheit ausgebildet? Wie steht es mit der Ablenkbarkeit der Aufmerksamkeit bei Beschäftigungen wie Spiel oder der Ausführung einer anderen Tätigkeit?

Alle diese Fragen verstehen sich letzten Endes unter Wahrung der psychischen und organischen Einheit des Tieres. Insonderheit wird es sich auch darum handeln, inwieweit das Triebleben intellektuelle Vorgänge unterstützt oder ablenkt.

Wie entwickeln sich Affekte und seelische Eigenschaften auf dem Gebiete der Liebe, Zuneigung und Freundschaft gleichgeschlechtlicher und ungleichgeschlechtlicher Wesen, gleicher und anderer Art? Wie entstehen soziale Gefühle und welcher Abänderungen sind sie fähig?

Wie entwickeln sich die genannten Eigenschaften von elternlos und mit Sorgfalt vom Menschen erzogenen Tieren? Wie gestaltet sich das seelische Leben solcher Außenseiter (Gänse, Hühner usw.)? Und wie deren Geschlechtsleben? In welcher Weise variieren später die Instinkte?

Nach dieser Richtung liegen verschiedene Erfahrungen vor, doch reichen sie noch lange nicht zu einer Synthese aus.

Ähnlich steht es um die Psychologie der Masse (Horden, Herde usw.) als Einheit eines Komplexes.

Gleichgültig, ob sich die Tierpsychologie mit dem Individuum, der Individualität oder der Masse befaßt, in allen Fällen handelt es sich um die Ergründung der psychischen Vorgänge und die Wahrung der psychischen Zusammenhänge im Interesse der Einheitlichkeit der tierischen Natur.

Die Aufgaben sind so umfangreich und so verschieden, daß die Forschung der Mithilfe aller am Tier Interessierten bedarf.

Verzeichnis der zitierten Literatur

BOHN, GEORGES, 1912, Die neue Tierpsychologie. Autorisierte deutsche Übersetzung von Dr. R. Thesing. Verlag von Veit u. Co. Leipzig, 183 S.

DARWIN, CHARLES, 1910, Der Ausdruck der Gemütsbewegungen bei dem Menschen und den Tieren. Aus dem Englischen übersetzt von J. V. Carus. 6. Aufl. Stuttgart, E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung. Nägele u. Dr. Sprosser. 330 S. 21 Holzschnitte u. 7 Tafeln.

EDINGER, L., und CLAPAREDE, ED., 1909, Über Tierpsychologie. Leipzig, Ambrosius Barth. 67 S., 16 Abb.

MOEKEL, PAULA, 1919, Mein Hund Rolf. Stuttgart, R. Lutz. 11 Abb.

„Natur“, 1920, Zeitschr. d. D. naturw. Ges. Leipzig, Th. Thomas.

SCHMID, BASTIAN, 1916, Das Tier und Wir. Leipzig, Th. Thomas. 91 S., 42 Abb.

Derselbe, 1919, Das Tier in seinen Spielen. 109 S., 35 Abb.

Abhandlungen zur theoretischen Biologie
herausgegeben von
Dr. Julius Schaxel
Professor an der Universität Jena
Heft 9

Rassen- und Artbildung

von

Dr. Friedrich Alverdes
Privatdozenten für Zoologie an der Universität Halle

Mit 6 Abbildungen im Text

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1921

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin

Seinem hochverehrten Lehrer

Eugen Korschelt
in Marburg

gewidmet

Inhalt

I. Einleitung

Aufgabe der Naturwissenschaften ist es, über eine reine Beschreibung der in der Natur gegebenen Zustände hinausgreifend, das Augenmerk vor allem auf das sich abspielende Geschehen hinzulenken und dasselbe in Einzelvorgänge zu zerlegen; denn zunächst können nur diese dem menschlichen Verstande begreiflich gemacht werden — und auch sie natürlich, wie hier in Parenthese konstatiert sei, lediglich in ihrem äußeren Verlaufe. Erst nachdem solches bewerkstelligt, ist jeweils zu versuchen, aus den bloßgelegten Einzelfaktoren des Geschehens auf ihr Zusammenwirken im Gefüge des Ganzen zu schließen.

Neben dem Problem, die jetzt vorhandene Welt zu begreifen, beschäftigt den menschlichen Geist die Frage, wie dieselbe geworden sei. An ihre Lösung ist eigentlich erst dann im Ernst zu denken, wenn die vorgenannte bereits als im wesentlichen erledigt betrachtet werden kann. Allen Versuchen, sie trotzdem schon jetzt zu diskutieren, haftet deshalb mehr noch als anderen Forschungszweigen etwas Vorläufiges an, und die Wissenschaft sah sich daher genötigt, ihren Standpunkt in diesen Fragen von Zeit zu Zeit in recht erheblicher Weise zu revidieren. Ganz besonders in der Biologie trat während der letzten Jahrzehnte die Frage nach dem geschichtlichen Werdegang des Heutigen in den Vordergrund, und man ging so weit, ihr geradezu den Rang einer „Frage aller Fragen" zuzubilligen.

Es ist das Verdienst DARWINS, dem Deszendenzgedanken — wie es scheinen will: endgültig — zum Durchbruch verholfen zu haben. Die auf DARWIN folgenden Jahrzehnte waren erfüllt von fröhlichem Optimismus und sorglosem Aufbauen. Aber das Werk, welches heranwuchs, war nicht für die Ewigkeit geschaffen. Denn heute gleicht das Gebäude der Abstammungslehre eher einem Trümmerfeld als einem wohnlichen Hause. Eine zeitgemäße Deszendenztheorie fehlt, und so kommt es, daß ein Forscher wie

JOHANNSEN das Evolutionsproblem als eine ganz offene Frage bezeichnen kann. Wie vermochte ein solcher Rückschlag sich zu vollziehen? Ein starker Stoß, welcher eine der Hauptstützen der von DARWIN geschaffenen Theorie zum Wanken brachte, ging von der seit dem Jahre 1900 entstandenen experimentellen Erblichkeitsforschung aus; aber auch unabhängig davon war im Kreise der Biologen allmählich manch einer zu der Überzeugung gekommen, daß dem Werke die bis dahin meist geübte Methodik keinesfalls auf die Dauer förderlich sei. Durchaus mit Recht wird vonseiten unserer erfolgreichsten Experimentatoren vor allzu weitgehenden theoretischen Spekulationen gewarnt. Heute scheint die Zeit angebrochen, wo man im allgemeinen mit mehr Ehrfurcht an die genannten Probleme herantritt, als dies vordem von mancher Seite üblich war.

Der Vererbungsforschung verdanken wir es, wenn wir zwischen der allein von den Eltern auf die Nachkommen überlieferten Erbmasse und den persönlichen Eigenschaften des Einzelindividuums — zwischen Genotypus und Phänotypus (JOHANNSEN) — unterscheiden lernten. Diese Bezeichnungen, welche in der Erblichkeitslehre allgemein gebräuchlich geworden sind, haben in der praktischen Medizin nur wenig und in der Vergleichenden Anatomie und Paläontologie kaum Eingang gefunden. Und doch sind sie zur Klärung vieler Fragen von entscheidender Bedeutung. Manche der Differenzen, welche sich zwischen der mehr deduktiv und der mehr induktiv arbeitenden Deszendenzforschung ergeben haben, werden sich vielleicht mit Hilfe dieser Distinktionen beseitigen lassen. Die praktische Züchtungskunde hat hinsichtlich der Förderung unserer Kenntnis vom Vererbungsvorgang schon sehr viel positive Arbeit geleistet, so daß zusammenfassende Werke über dieses Wissensgebiet (z. B. diejenigen von KRONACHER und FRUWIRTH) für den Vererbungstheoretiker wahre Fundgruben sind.

Die Abstammungslehre ist der einzige Versuch einer kausalen Erklärung der belebten Natur; das Grundprinzip ist von der überwiegenden Mehrzahl der Autoren angenommen, aber über kaum eine der spezielleren Fragen herrscht volle Einmütigkeit der beteiligten Forscher. Eine der Hauptschwierigkeiten des ganzen Problems besteht darin, daß trotz der offensichtlichen Konstanz der Arten dieselbe geleugnet werden muß. Wie sich die verschiedenen Forscher mit dieser Frage abgefunden haben, wird in

mehreren Kapiteln der vorliegenden Schrift untersucht. Dabei soll es die vornehmste Aufgabe sein, zwischen Theorie und gesichertem Besitz zu scheiden und die bisher gemachten Voraussetzungen auf ihre Leistungsfähigkeit hin zu prüfen. Also nicht nur Einreißen ist die Parole, sondern es soll auch der Versuch eines Aufbaues gemacht werden. Dabei wird es offenbar werden, wie wenig wir im Grunde genommen bisher wissen. Alles ist zurzeit noch im Fluß; jeder Tag kann Entdeckungen bringen, die das Bisherige fast restlos umstürzen. Eine solche Erkenntnis kann uns wohl nur für Momente mutlos machen; dann aber empfangen wir neuen Ansporn aus dem Bewußtsein, daß noch unendliche Weiten zur Durchforschung vor uns liegen. Reizvoll ist es, der Geschichte der Wissenschaft zu entnehmen, wieviel Zeit jeweils vergeht, bis der Mensch wieder einmal ein Problem als solches erkannt und in den Kreis seiner Fragestellungen einbezogen hat.

II. Das Zusammenspiel der inneren und äußeren Faktoren

Als man daran ging, nach den Ursachen der biologischen Vorgänge zu forschen, erkannte man mehr und mehr, daß dieselben sich nicht allein auf innere, sondern auch auf äußere Faktoren gründen. Es gab eine Zeit, wo man geneigt war, dem Leben eine weitgehende Eigengesetzlichkeit zuzusprechen und den Zusammenhang des Individuums mit der umgebenden Welt als einen recht lockeren hinzustellen. Die neue Erkenntnis nahm davon ihren Ausgang, daß man begann, den Einzelfaktoren von Änderungen gegebener biologischer Vorgange nachzuspüren; dabei ward es immer deutlicher, daß für den „normalen“ Ablauf des Lebensgeschehens die Anwesenheit nicht nur sämtlicher im Inneren des betreffenden Individuums gelegenen Faktoren, sondern auch eine spezifische Konstellation äußerer Faktoren unumgänglich notwendig ist und daß auftretende Variationen des Lebensgeschehens nicht willkürlich erfolgen, sondern sich in gesetzmäßiger Weise aus der Abänderung eines oder mehrerer der beteiligten äußeren oder inneren Faktoren herleiten. (S. hierzu vor allem auch im „Lehrbuch der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte“ von KORSCHELT und HEIDER die Kapitel: „Der Anteil äußerer Einwirkungen auf die Entwicklung“ und „Ermittlungen der im Innern wirkenden Entwicklungsfaktoren“.)

Ob es gelingen wird, den Lebensprozeß restlos auf chemisch-physikalische Vorgänge zurückzuführen, ist völlig ungewiß. An sich ist es nicht einzusehen, warum der Naturforscher nicht auch mit autonomen inneren Faktoren rechnen dürfte, wofern er sie nur genügend abgrenzt und als solche kennzeichnet. Zurzeit ist allerdings noch keine Hoffnung auf die Möglichkeit einer derartigen Scheidung vorhanden, da wir uns bei dem Versuch, das komplizierte biologische Geschehen in seine Faktoren zu zerlegen, in den allerersten Anfangsstadien befinden. Denkbar wäre es, daß sich die Wissenschaft am Ende ihrer Bemühungen derartigen autonomen inneren Faktoren gegenüber sähe, für welche die bis dahin bekannt gewordenen Naturgesetze keine Gültigkeit besäßen.

Daran ist jedoch festzuhalten, daß wir als Naturforscher, um uns eine nach Möglichkeit vereinfachte Arbeitsmethode zu schaffen, den Lebensprozeß bis zum Beweise des Gegenteils als einen Komplex teils mehr oder weniger selbständig nebeneinander herlaufender, teils ineinander greifender chemisch-physiologischer Vorgänge aufzufassen haben. Vielleicht wird der Mensch einstmals in einer fernen Zukunft so weit kommen, für alle Lebenserscheinungen angeben zu können: aus diesen und jenen Eigenschaften der Substanzen A bis X und ihrem räumlich-zeitlichen Aufeinandertreffen in diesen oder jenen Kombinationen resultieren die und die biologischen Vorgänge. Es ist eine Frage für sich, ob wir je imstande sein werden, den Verlauf solcher Reaktionen und ihren Zusammenhang untereinander vollständig aufzuklären. Nehmen wir diese Möglichkeit an, so ist bis zu ihrer Verwirklichung noch ein sehr weiter Weg. Sollten wir dazu gelangen, daß wir den Lebensprozeß ohne eigengesetzliche innere Faktoren rein physikalisch-chemisch erklären können, dann ist die Frage nach dem Zustandekommen der Eigenschaften und der Wirkungsweise der dabei beteiligten Substanzen selbst überhaupt noch gar nicht angeschnitten! Diese letztere Erkenntnis macht — wie mich bedünken will — bei gebührender Würdigung sehr bescheiden.

Wir suchen also bis auf weiteres die biologischen Vorgänge als chemische Reaktionen zu erkennen. Die ersten Versuche, welche in dieser Richtung gemacht wurden, sind durchaus danach angetan, zu weiterem Vordringen anzuspornen. Klebs fand, daß unter dem Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes die Blätter von *Sedum* eine verschiedene chemische Zusammensetzung aufweisen. Gräfin Linden zeigte an *Vanessa*, daß die Farbstoffe im Reagenz-

glase durch Erwärmen in gleicher Richtung verändert werden wie bei entsprechenden Versuchen an der lebenden Puppe. Nach BRECHER liegt den verschiedenen Färbungstypen der Schmetterlingspuppen ein verschiedener Chemismus zugrunde. Auf die vonseiten der Physiologen gewonnenen Ergebnisse sei hier nur hingewiesen.

Die Ursache eines Vorganges ist die Summe sämtlicher zum Zustandekommen desselben notwendigen Faktoren und nicht bloß jener neu hinzutretende oder abgeänderte Faktor, welcher auf den Vorgang auslösend wirken kann und dann in der Sprache des täglichen Lebens gemeinhin als „die" Ursache bezeichnet wird. Ursache eines Vorganges ist das Zugegensein aller beteiligten Faktoren, aber nicht etwa der Umstand, daß dieselben mit diesen oder jenen Eigenschaften (z. B. Affinitäten) begabt sind. Die Wirkungsweise und Wirkungsgröße der einzelnen Faktoren und also ihr Anteil am Zustandekommen desselben ist verschieden (ROUX). Stoßen zwei Körper aufeinander und treten miteinander in Wechselbeziehung, so bestimmt wohl allgemein der komplizierter zusammengesetzte in höherem Grade den Verlauf der stattfindenden chemischen Reaktionen als der weniger komplizierte. Die Anwesenheit beider ist aber für die Reaktion notwendig, sowohl das Vorhandensein desjenigen, welcher den Verlauf desselben überwiegend, wie auch desjenigen, welcher den letzteren nicht so weitgehend bestimmt. Z. B. sind bei der Verdauung Nahrungsstoffe wie Verdauungssäfte an der Determination der vor sich gehenden Reaktionen beteiligt, jedoch ist der komplizierter zusammengesetzte Körper, die Nahrung (besonders, wenn es sich um Eiweißstoffe handelt), in erster Linie dafür richtunggebend, welche Zwischen- und Endprodukte resultieren. Bei der Verwendung der zerlegten Nahrungsstoffe im Organismus bestimmen einerseits diese selbst, andererseits die Körperzellen den Verlauf der sich abspielenden Umsetzungen, wobei wiederum die komplizierteren Reaktionssysteme, in diesem Falle die Körperzellen, in höherem Maße das Endresultat determinieren.

Bei biologischen Vorgängen ist zwischen Determinations- und Realisationsfaktoren unterschieden worden (ROUX); unter ersteren werden hauptsächlich die im Inneren des lebenden Organismus gelegenen, unter letzteren die von außen zugeführten Faktoren (Nahrung, Dotter, Wärme usw.) begriffen. Diese Unterscheidung ist eine vortreffliche, wofern damit keine prinzipielle

Sonderung vorgenommen werden soll. Denn fassen wir den Lebensprozeß als eine Kette von Reaktionen auf, so können wir zwischen den einzelnen bei denselben beteiligten Faktoren nur graduelle Unterschiede im Anteil an der Determination des Geschehens anerkennen. Daß auch äußere Faktoren wenigstens bis zu einem gewissen Grade an dieser Determination beteiligt sein können, gibt bereits Roux an. In der Folgezeit hat die experimentelle Forschung Fälle kennen gelehrt, wo es offenbar ist, daß das Milieu an der Entscheidung über das Endergebnis wesentlich mitwirkt. So wurden durch abgestufte Temperatureinwirkung in kontinuierlicher Reihe Zwischenstufen zwischen den beiden Formen *Vanessa levana* und *prorsa* erzielt. Nach Morgan und seinen Mitarbeitern ist bei *Drosophila* das Manifestwerden mancher Mutationen abhängig von einer bestimmten Lebenslage. Die Towerschen Untersuchungen (1918) haben erwiesen, in wie hohem Maße das Ergebnis einer Kreuzung von den Faktoren der Lebenslage beeinflußt werden kann. Bei *Leptinotarsa* hängt die Entwicklungsgeschwindigkeit des Individuums von dem Ac-Bestimmer (ontogenetic rate determiner) ab. Dieser variiert entsprechend den Bedingungen des Mediums und dem Feuchtigkeitsverlust des Körpers des Tieres. Je nach der Zahl der zur Ontogenese benötigten Tage (z. B. 40 oder 60) wird er Ac^{40}, Ac^{60} usw. benannt. Es stellte sich bei der Kreuzung *Leptinotarsa signaticollis* × *diversa* heraus, daß nur, wenn bei beiden Elternarten für Ac der (durch den Einfluß äußerer Faktoren herzustellende) Wert 60 vorliegt, in F_2 ein monohybrides Kreuzungsergebnis zu erzielen ist. Stimmte der Wert für Ac nicht überein, so ergab F_1 zur Hälfte typische Heterozygoten und zur Hälfte Individuen, die gemäß ihrer Zeichnung wie reine *signaticollis* aussahen (*diversa* besitzt gestreifte, *signaticollis* ungestreifte Flügeldecken). Die typischen Heterozygoten spalteten in der folgenden Generation im Verhältnis 1 : 2 : 1, und auch die weiteren Generationen verhielten sich bezüglich des Vererbungsmodus durchaus normal. Die wie *signaticollis* gefärbten Tiere schienen als solche rein weiterzuzüchten; Tower nennt sie jedoch „verkappte Heterozygoten“, denn durch Körpermessungen konnte er feststellen, daß ihre Nachkommen bezüglich der Körperform mendelten, nur ihre Färbung blieb konstant diejenige von *signaticollis*. Wird ein Individuum von *signaticollis*-Färbung und *diversa*-Gestalt mit einem reinrassigen *signaticollis*-Individuum gekreuzt, so läßt sich in F_2 bei einer Anzahl

Individuen der Bestimmer für Streifung der Elytren wieder zur Manifestation bringen, vorausgesetzt, daß die beiden Rassen Ac [60] resp. Ac [38] aufweisen nnd daß die Aufzucht der folgenden Generationen unter denjenigen Bedingungen geschieht, welche zur Erzeugung von Ac [38] notwendig sind. Weitere Versuche ergaben je nach der Konstellation der äußeren Bedingungen ganz verschiedene Kreuzungsergebnisse; hierbei wurden Temperatur, relative Feuchtigkeit, Durchlüftung und Verdunstung variiert. Diese wenigen Angaben mögen genügen, um zu zeigen, wie weit die Ergebnisse am Lebenden sich abspielender Reaktionen auch von äußeren Faktoren mitbestimmt werden können; wegen weiterer Einzelheiten verweise ich auf das TOWERsche Werk (1918) oder auf mein ausführliches Referat über dasselbe (ALVERDES 1921 c).

Man kann in den mitgeteilten Fällen so weit gehen, zu sagen: im Organismus liegen die Möglichkeiten für mehrere Reaktionen vor und das Milieu trifft die Entscheidung, welche verwirklicht wird. Danach läßt sich meines Erachtens der Standpunkt nicht mehr vertreten, daß es jemals während der Ontogenese eine Periode gibt, wo das, was aus dem Keime wird, in diesem selbst bestimmt liegt, die äußeren Faktoren dagegen nur zur Unterhaltung des Lebensprozesses dienen. Allerdings fällt dem Keime (als dem komplizierteren Reaktionssystem) stets ein erheblich größerer Anteil an der Determination des Entwicklungsganges zu als etwa dem Sauerstoff oder dem Dotter. Daß dem so sei, erhellt ohne weiteres aus der Tatsache, daß Eier verschiedener Tierarten, welche sich im ganz gleichen Milieu befinden (etwa alle nebeneinander im gleichen Gewässer), doch stets die für eine jede Spezies charakteristischen Eigentümlichkeiten hervorbringen.

Wie sind die bei einem gegebenen Individuum vorliegenden inneren Faktoren in ihrer augenblicklichen Zusammensetzung entstanden? Der momentane Zustand des Organismus ist ein historisches Produkt; auf Grund früherer Reaktionen (die sich vor wenigen Sekunden und an den Vorfahren vor vielen Millionen Jahren abspielten) liegen die und die chemischen Stoffe in der und der Anordnung vor; infolge der Eigenschaften dieser den Organismus zusammensetzenden Stoffe und der Eigenschaften der von außen hinzutretenden Körper können nur die und die Reaktionen erfolgen. Der Deszendenzgedanke und das von uns zunächst angenommene mechanistische Erklärungsprinzip führt zu der Auffassung, daß alle jetzt vorhandenen inneren Faktoren früher einmal aus der

Reaktion innerer mit äußeren Faktoren entstanden und daß schon bei der Urzeugung resp. den Urzeugungen oder schon damals, als die Vorstufen des lebenden Protoplasmas entstanden, äußere mit inneren Faktoren zusammenwirkten. Auch jede im anorganischen Reich sich abspielende chemische Reaktion hat neben äußeren Faktoren die in den verwendeten Reagentien gelegenen inneren Faktoren zur Vorbedingung.

Es erscheint mir erstrebenswert, eine schärfere Formulierung des Begriffes der „Faktoren" (und zwar der „inneren" wie der „äußeren") vorzunehmen. Allerdings ist diese Neuordnung nicht als eine besonders eilige Angelegenheit zu betrachten, da jeder an der experimentellen Forschung Beteiligte weiß, was er unter dem Terminus zu verstehen und wie er denselben zu handhaben hat. Wärme und Kälte, Feuchtigkeit, Salzgehalt des Wassers usw. werden als äußere Faktoren bezeichnet; es ist von Faktoren des Orts, der Zeit des Beginnes, der Dauer, Größe, Intensität und Richtung die Rede. Mir scheint es demgegenüber angebracht, unter einem Faktor nur etwas Stoffliches zu verstehen, aber nicht die Zustände, in welchen sich Körper befinden, oder Vorgänge, welche sich an ihnen abspielen, oder mechanische Wirkungen und abgegebene Energien oder etwa die in Gestalt der Schwerkraft auftretende mechanische Energie. Es tritt bei der vorgeschlagenen Terminologie der Charakter des biologischen Geschehens als einer Kette chemischer Reaktionen deutlicher hervor; betrachtet man in erster Linie die Körper selbst und dann erst die von ihnen ausgehenden Energien, so stößt man zudem wohl noch leichter auf andere, vorher vernachlässigte Seiten ihres Wirkens.

Der Lebensprozeß ist etwas Kontinuierliches; wenn wir einzelne Stadien unterscheiden oder gewisse Etappen der im Inneren sich abspielenden Reaktionen als besonders wichtig hervorheben und die an ihnen beteiligten chemischen Körper (die hinsichtlich ihrer Zusammensetzung ständig wechseln können und möglicherweise schon im nächsten Augenblick durch eben diese Reaktionen völlig verändert sind) als Faktoren bezeichnen, so ist es klar, daß die getroffenen Abgrenzungen nur willkürliche sind und lediglich dazu dienen sollen, eine Übersicht zu schaffen.

Die Unterscheidung zwischen inneren und äußeren Faktoren scheint zunächst eine leicht durchzuführende; wann ist jedoch der Moment gegeben, wo der äußere Faktor zu existieren aufhört und

der innere Faktor seine Tätigkeit anfängt? Sowie irgend ein Körper (Nahrung, Sauerstoff) von außen eingeführt worden ist und die ersten Reaktionen begonnen haben, ist dieser Körper kein rein äußerer Faktor mehr; er hat sich in etwas Drittes umgewandelt, das aus der Reaktion innere + äußere Faktoren entstanden ist. Die Reaktionsprodukte können dann ihrerseits über kurz oder lang sich als innere Faktoren präsentieren. Die angeschnittene Frage ist von Bedeutung, wenn wir den Einfluß des Milieus auf die Gonaden prüfen. Mit Recht bemängelt SEMON die Auffassung, Feuchtigkeit oder Trockenheit könne die Keimzellen „direkt“ treffen, oder es wäre Wärme bei homoiothermen Tieren imstande, die Geschlechtsdrüsen direkt zu beeinflussen. Denn zwischen den von außen her erfolgenden Reiz und die Gonaden ist der ganze komplizierte Mechanismus des tierischen Körpers geschaltet.

TOWER hat gezeigt, wie wir uns die Vorgänge in den Keimzellen vorzustellen haben, welche zu den oben für *Leptinotarsa* beschriebenen Unregelmäßigkeiten des Vererbungsmodus führen. Die Arten *signaticollis* und *diversa* besitzen in den Gameten beide den „Bestimmer“ Pu für Punktierung und Elp für Musterung der Flügeldecken; *diversa* allein eigentümlich ist V als Bestimmer für Längsstreifung. Während der Züchtungsexperimente konnte V im System der Bestimmer seine Stellung ändern, so daß er bald mit Pu, bald mit Elp als Einheit, bald mit beiden gemeinsam operierte; und zwar hängt V bei *diversa* sowohl mit Pu wie mit Elp zusammen, bei den verkappten Heterozygoten dagegen nur mit Pu. Im letzteren Falle funktioniert Pu-V stets als Einheit, daher unterbleibt eine Aufspaltung hinsichtlich der Flügelzeichnung; bei einer neuauftretenden konstant bleibenden Form hatten sich V und Elp zu einer Einheit verbunden. TOWER führt die Umlagerungen des V-Bestimmers auf chemische Affinitäten der verschiedenen Bestimmer zueinander zurück, die je nach dem Werte für Ac wechseln; dieser letztere Wert schwankt, wie bereits mitgeteilt, entsprechend dem Milieu und hängt besonders vom Wasserverlust des Körpers ab.

Eine andere Reaktionskette: die Abhängigkeit des Phänotypus vom Milieu bei *Daphnia*, hat WOLTERECK verfolgt. Den Ausgangspunkt bildet Temperatur sowie Qualität und Quantität der Nahrung. Hierdurch wird der Stoffwechsel und durch diesen der Chemismus des Blutes bestimmt. Aus letzterem und dem Salzgehalt des Wassers ergibt sich die Größe des osmotischen Über-

drucks der Leibesflüssigkeit über das Wasser. Dieser Überdruck beeinflußt den Dehnungszustand der Hypodermis im Momente der Häutung und durch diesen wird der Umfang der Hypodermiszellen (die bezüglich Zahl und Anordnung stets gleich sind) festgelegt. Aus den Verschiedenheiten des Zellumfangs resultieren die phänotypischen Variationen der Helmhöhe.

„Von selbst“ kann weder eine Reaktion zwischen zwei anorganischen Körpern noch eine solche im Inneren eines Organismus erfolgen; letzten Endes stammt jeder Impuls von außen her, wenn wir auch nicht immer imstande sind, die Kausalreihe ohne weiteres aufzudecken. Einige Schemata mögen dies verdeutlichen. Die kleinen Buchstaben sollen dabei in der Außenwelt, die großen im Organismus gelegene Körper darstellen. Der Einfachheit halber sind alle daneben gelagerten Faktoren, welche unverändert bleiben, fortgelassen worden, und nur diejenigen, welche eine Veränderung gegen früher erfuhren, wurden aufgeführt; aber auch diese muß man als ziemlich willkürlich aus dem Kontinuum der ablaufenden Prozesse hervorgehoben ansehen. In Klammern sind diejenigen Momente der Reaktionen verzeichnet, die für uns nicht sichtbar oder zunächst nicht kontrollierbar sind.

1. Die einfachste Kausalreihe wäre: a — A. Auf dieses Schema lassen sich mechanische Insulte wie Koupierung usw. zurückführen.

2. Eine Farbänderung der Schmetterlingsflügel bei Temperaturbeeinflussung der Puppe müssen wir uns nach folgendem Schema verlaufend vorstellen. a — (A) — (B) — (C) — D. Die Reizung erfolgt nicht „direkt“, sondern macht den Umweg über den Stoffwechsel.

3. Die gleichsinnige Abänderung des Somas und der Geschlechtszellen (Parallelinduktion Detto) kann man sich auf zwei Wegen erfolgend denken. Entweder nimmt auch hier der Reiz seinen Weg über den Stoffwechsel (was ich für das Wahrscheinlichere halte) und trifft dann erst Soma und Gonaden.

$$a - (A) - (B) \begin{cases} (C_1) - D_1 \\ (C_2) - D_2 \end{cases}$$

Nach der üblichen Auffassung geschehen die Veränderungen von Soma und Keimzellen dagegen völlig unabhängig von einander in paralleler Weise.

$$a \begin{cases} (A_1) - (B_1) - (C_1) - D_1 \\ (A_2) - (B_2) - (C_2) - D_2 \end{cases}$$

4. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß eine „spontan" aus „inneren" Ursachen erfolgende Variation doch in letzter Wurzel auf die Abänderung eines äußeren Faktors zurückzuführen sein müsse. Es ist dann eine Kausalkette anzunehmen, deren einzelne in der Außenwelt wie im Inneren gelegenen Glieder uns verborgen sind; nur das Endresultat ist erkennbar.

(a) — (b) — (c) — (A) — (B) — (C) — . . . — (X) — (Y) — Z.

Die aufgerollten Probleme führen zu der Frage nach den Trägern der Vererbung. Unter den Erbfaktoren haben wir uns zweifellos etwas Stoffliches vorzustellen, allerdings (wie manche Bastardierungsexperimente von Tower gezeigt haben) keine unteilbaren Einheiten. Geschieht die Kreuzung unter konstanten äußeren Bedingungen, so findet bei manchen Arten von *Leptinotarsa* ein Austausch von nur wenigen Charakteren statt, bei wechselnden Milieuverhältnissen vollzieht sich dagegen eine weitgehende Zerlegung der andernfalls als Einheiten operierenden Charaktere und ein Austausch der so entstandenen kleineren Einheiten. Je mehr in den folgenden Generationen ein homozygoter Zustand erreicht wird, umso mehr schließen sich bei Kreuzung der neugebildeten Typen die kleineren Einheiten zu größeren zusammen, sodaß dann ein mono- und dihybrider Vererbungsmodus sich ergibt.

Die bei der Vererbung wirksamen Stoffe sind keine irgendwie mit besonderen Kräften und Fähigkeiten begabten „Überträger", ebensowenig (oder ebenso sehr!) wie die H- oder Cl-Atome Überträger der Eigenschaften von HCl sind. Sie repräsentieren mehr oder weniger komplizierte Körper, die durch zeitgerechtes Eingreifen in das Reaktionssystem des Organismus jedesmal das spezifische Resultat hervorbringen. Fassen wir die somatischen Eigenschaften als Manifestationen von Reaktionen auf, so dürfen wir nicht schlechthin danach fragen, wo wir die Träger für diese oder jene Eigenschaften zu suchen haben, sondern sind höchstens berechtigt, zu forschen, welche Teile des Keimes und welche äußeren Faktoren beteiligen sich am Aufbau dieses und jenes Organes und welchen unter den inneren Faktoren fällt der Hauptanteil an der Determination zu. Es ist dabei von höchstem Interesse, festzustellen, ob dieselben im Plasma, im Kern oder an beiden Orten lokalisiert sind.

Angesichts der vorgetragenen Auffassung hat sowohl die präformistische wie die epigenetische Betrachtungsweise ihre Berechtigung. Während der Ontogenese wird alles neu geschaffen,

aber (mit Hilfe ganz bestimmter, nicht beliebiger äußerer Faktoren) nur aus einem gegebenen spezifischen Material, ohne dessen bis ins Feinste richtig dosierte Zusammensetzung keine Macht der Welt ein mit den Charakteren einer bestimmten Art ausgestattetes Individuum hervorbringen kann. (Vgl. auch das Kapitel „Das Determinationsproblem“ im Lehrbuche von KORSCHELT und HEIDER).

Bei der Vererbung werden nicht Eigenschaften, sondern Stoffe übermittelt, welche man wohl auch als „Anlagen“ bezeichnet. Diese Benennung ist keine sehr glückliche, denn in ihr liegt etwas Teleologisches, als hätten diese Teilchen die „Aufgabe“ oder gar den „Zweck“, den Charakter der zukünftigen Organe zu bestimmen. Das Wort kann zudem die Auffassung suggerieren, als sei in den Keimzellen irgend etwas fest Umrissenes präformiert, von dem aus als alleiniger „Ursache“ die spätere Eigenschaft ihren Ursprung nimmt. Da die definitiven Eigenschaften aus sehr komplizierten Reaktionen verschiedener Faktoren innerhalb der lebenden Substanz hervorgehen, so erscheint mir der Terminus „Erbfaktor“ oder „Gen“ besser als der der „Anlage“.

Wenn wir sehen, daß nur unter Anwesenheit eines bestimmten Faktors bei der Maus Graufärbung auftreten kann, so nennen wir denselben kurz den „Graufaktor“. Gegen diese Bezeichnung ist durchaus nichts einzuwenden, wofern damit nicht die Auffassung verknüpft ist, dieser Faktor sei „die“ Ursache für das Hervortreten der genannten Färbung; denn dabei wird vergessen, daß letzten Endes der größte Teil des ganzen Reaktionssystems, Hausmaus genannt, für die Entstehung der Graufärbung notwendig ist (und in diesem neben vielen anderen, bisher noch unbekannten Faktoren der bereits in seiner Wirksamkeit ermittelte C-Faktor).

Man unterscheidet, je nachdem eine Variation durch eine Änderung der Lebenslage oder des Genotypus bedingt ist, reine Phäno- und Genophänovariationen (JOHANNSEN). Diese ausgezeichneten Distinktionen haben dazu verführt, die Begriffe der milieubedingten und durch den Genotypus bedingten Eigenschaften aufzustellen. Man kann Sätze lesen wie etwa den folgenden: „Der und der Charakter, der für vererbt gehalten wurde, hat sich als ein durch die Einwirkung der Lebenslage entstandener herausgestellt“. Demgegenüber ist zu betonen, daß die ganze Reaktionsnorm (WOLTERECK), nicht das Reaktionsprodukt vererbt wird. Man überlege: gibt es Eigenschaften, die nur durch den Genotypus ohne Lebenslage oder durch die Lebenslage ohne

genotypische Grundlage entstehen?. Eine Eigenschaft, die nicht auf Grund einer vorhandenen Reaktionsnorm, sondern „nur durch die Lebenslage“ entsteht, ist ein ebenso großes Naturwunder wie jener Hund, der ohne Beine geboren wurde, trotzdem aber mit äußerster Schnelligkeit zu laufen imstande war.

In einem besonderen Aufsatze habe ich mich bereits mit dem Begriffe der „Scheinvererbung“ beschäftigt (ALVERDES 1921 b). Auch die extremsten, als „nicht erblich“ angesprochenen Variationen müssen genotypisch begründet sein; denn sie würden nicht erscheinen können, wenn sie nicht innerhalb der Reaktionsnorm lägen. Hierher gehören auch diejenigen Fälle, wo durch Parasiten eine krankhafte Abänderung des Organismus hervorgerufen wird. Gallen bei Pflanzen gelten als „nicht erbliches Merkmal“. Es reagieren aber nur gewisse Pflanzenarten durch Gallenbildung und zwar nur auf den Stich bestimmter Insekten. Bei anderen Spezies erfolgt keine derartige Reaktion. Die Fähigkeit, einen bestimmten Reiz durch Gallenbildung zu beantworten, ist somit bei der betreffenden Artengruppe eine erbliche Eigentümlichkeit; ob die Reaktion erfolgt oder nicht, hängt von dem Auftreten des adäquaten Reizes (des Insektenstiches, eines äußeren Faktors) ab. Auch das Nichtbeantworten des Reizes, welches wir bei denjenigen Arten finden, die zur Gallenbildung nicht imstande sind, ist eine für diese erbliche Eigentümlichkeit. Der Unterschied zwischen den gallenbildenden und nichtgallenbildenden Pflanzenarten ist also eine Differenz in der Reaktionsnorm (eine genotypische Verschiedenheit); das Wesen der Sache wird weniger durch die Konstatierung gekennzeichnet, daß die Gallen (ein „äußeres Merkmal“) in einem Falle vorhanden sind, im anderen fehlen. Denn dieses „Merkmal“ fehlt ja auch denjenigen Individuen gallenbildender Arten, welche zufällig nicht von einem Insekt gestochen wurden. Es kann also das Merkmal „nicht gallenbildend“ hervorgerufen werden entweder durch Fehlen der zu einer solchen befähigenden genotypischen Grundlage oder trotz Vorhandenseins der entsprechenden Reaktionsweise durch Fehlen des auslösenden äußeren Faktors (des Insektenstichs). Der Begriff der Scheinvererbung ist daher zu beschränken auf die Übertragung des reizsetzenden äußeren Faktors, also z. B. des Parasiten von einer Generation auf die andere; ebenso darf man mit PLATE von Scheinvererbung sprechen bei der Übertragung artfremder oder selbstproduzierter Stoffe auf die Nachkommen.

Das Bild einer „erblichen Abänderung“ kann einerseits entstehen, indem die Lebenslage sich für dauernd ändert und dadurch statt der einen Modifikation konstant eine andere auftritt, andererseits kann einer solchen eine Änderung des Genotypus (eine Mutation) zugrunde liegen. „Nicht-erbliche Abänderungen“ werden dagegen durch Schwankungen der Lebenslage erzeugt. Von einer Generation auf die andere wird, wofern nicht durch Milieufaktoren der Genotypus sich verändert, der letztere in gleicher Beschaffenheit übertragen. Was aus diesem genotypischen Material wird, entscheidet sich auf Grund der jeweils einwirkenden äußeren Faktoren (JOHANNSEN, WOLTERECK, BAUR).

Ein Punkt verdient bei Besprechung des Vererbungsbegriffes besonders hervorgehoben zu werden, daß nämlich das, was im täglichen Leben „erben“ genannt wird, also die „soziale Vererbung“, eine Übertragung von Lebenslagefaktoren ist und sich damit als das genaue Gegenteil der „biologischen Vererbung“ kundgibt, bei welcher es sich um Übertragung des Genotypus handelt. JOHANNSEN (1915) weist mit Recht darauf hin, daß deshalb für die biologische Vererbung eigentlich ein neuer Begriff geschaffen werden müsse. SCHAXEL (1919) kennzeichnet diese Auffassung mit den Worten: „Die Vererbung wird hier nicht als aktive Leistung eines Vermögens der Übertragung oder Übernahme oder nur der Erhaltung angesehen, sondern sie bezeichnet die Anwesenheit gleicher Gene, das Weiterbestehen derselben Konstitution bei Vorfahren und Nachkommen. Es wird nicht etwas vererbt, sondern es gibt Erblichkeit. Daß nichts geschieht, nichts verändert wird, ist eben Erblichkeit. Sie ist Konstanz der Merkmale“.

Keinen Moment ist das gesamte Stützengebäude der äußeren Faktoren für den Lebensprozeß entbehrlich. Das biologische Geschehen bedarf desselben in jedem Augenblick so, wie der fahrende Eisenbahnzug des Schienenstranges und dessen Unterbaues; eine Lücke von wenigen Zentimetern bringt denselben unfehlbar zur Entgleisung. Unter den äußeren Faktoren spielt zunächst jener Komplex, den wir als das Klima zusammenfassen, eine sehr wichtige Rolle. Hierher gehören jene Faktoren, die mit Jahreszeitendauer, Belichtung, atmosphärischem Druck, Luftbewegung, Niederschlagsmenge, Temperaturmaximum und -minimum sowie Durchschnittstemperatur etwas zu tun haben.

Neben dem Klima kommt der Boden in Betracht und zwar sowohl hinsichtlich seiner Oberflächengestaltung wie seinen physi-

kalischen und chemischen Eigenschaften und seinem Nährstoffgehalt nach. TOWER hat gezeigt, wie weitgehend Temperatur und Feuchtigkeit im Boden abhängig ist von dessen Beschaffenheit. Die Feuchtigkeit wird fast ausschließlich bestimmt von der Kapillarität und Adhäsion. Trockener Boden erhitzt sich rasch und kühlt sich rasch ab, im Gegensatz zu feuchtem. Dies hat Bedeutung für Tiere, welche einen Teil ihrer Entwicklung in der Erde durchmachen. Bei *Leptinotarsa* ließ sich feststellen, daß je nach dem Boden die ausschlüpfenden Käfer albinotische oder melanotische Tendenzen zeigten. Bei wasserlebenden Organismen spielt der Gas- und Salzgehalt des Mediums, der Druck und der Grad seiner Bewegtheit eine Rolle. Für alle Formen ist die Nahrung sowohl nach Art und Menge wie eventuell nach Konsistenz von Bedeutung.

Bei Haustierrassen wird die Lebenslage zum großen Teil durch die obwaltenden „wirtschaftlichen Bedingungen“ bestimmt (KRONACHER). Es kommt dabei vor allem die Art der Haltung des Viehs in Betracht. Sehr wesentlich für die genotypische und phänotypische Beschaffenheit der Rasse ist auch die Neigung des Züchters. Dies führt zum Begriff der künstlichen und natürlichen Zuchtwahl und zu dem der Isolation, von denen später die Rede sein soll. Sehr komplexe Einflüsse stellen für freilebende Formen der dargebotene Lebensraum, Übervölkerung und Zahl der Feinde dar. Ein Individuum ist für das andere immer ein äußerer Faktor, ebenso wie innerhalb des Organismus eine Zelle für die andere.

Es ist eine durch manche trübe Erfahrung erkaufte Erkenntnis der Tierzüchter, daß auch die beste Rasse nur am rechten Ort gedeiht (KRONACHER). Das Manifestwerden geschätzter Rasseeigentümlichkeiten ist durchaus abhängig einerseits von geographischen und klimatischen Verhältnissen, andererseits aber von der Aufzucht, Pflege und der (später noch genauer zu behandelnden) eventuell über mehrere Generationen sich erstreckenden Nachwirkung (BAUR). Solche Rasseeigentümlichkeiten sind: Frühreife (beschleunigtes, frühzeitig abgeschlossenes Wachstum), Milchleistung (sowohl nach Quantität wie nach Qualität gewertet), Mastfähigkeit usw. (KRONACHER).

Chemische Reaktionen können unter verschiedenen Bedingungen ganz verschieden verlaufen; z. B. wandert beim Chlorieren von Toluol in der Hitze und im Sonnenlicht das Chlor in die Seitenkette; man erhält je nach der Dauer der Einwirkung drei ver-

schiedene Halogenide. Beim Chlorieren in der Kälte und unter Druck findet Kernsubstitution statt. Derartige Beispiele sind jedermann geläufig. Daß aber die unendlich viel komplizierteren Reaktionen der lebenden Substanz bei verschiedenen äußeren Bedingungen ebenfalls verschieden verlaufen müssen, diese Erkenntnis hat sich erst langsam durchgerungen.

Nach der hier vertretenen Auffassung gibt es keine Willkürlichkeit in der Welt und bei einer bestimmten Bedingungskonstellation kein „entweder — oder“, sondern der Reaktionsverlauf ist jedesmal absolut eindeutig bestimmt. Die Reaktionen erfolgen bei gleichen Voraussetzungen stets in unabänderlich derselben Weise. Wie bereits aus der Chemie bekannt, läßt sich das Endprodukt durch Abänderungen der Ausgangsbedingungen nicht beliebig, sondern nur in bestimmter Richtung variieren; solche Abänderungen erfolgen stets streng gesetzmäßig. Der Zufall ist mit ROUX als eine rein menschliche Erfindung zu bezeichnen; wenn wir von einem zufälligen Zusammentreffen zweier Ereignisse sprechen, so meinen wir damit, daß es sich um zwei getrennte Kausalketten handelt, die nicht direkt miteinander in Beziehung stehen. DARWIN nannte die von ihm beobachteten Variationen „zufällige“; dieses ist zweifellos so zu verstehen, daß sich zurzeit die zugrunde liegenden Ursachen noch nicht übersehen lassen.

Nach STANDFUSS sind bei Schmetterlingen viele Lokalrassen oder in der Natur vorkommende Aberrationen durch das Experiment vollständig oder in hohem Maße künstlich zu erzeugen; verwandte Arten kann man einander annähern, z. B. läßt sich *Papilio hospiton* der Art *machaon* und *Gastropacha populifolia Epicnaptera tremulifolia* experimentell anähnlichen. TOWER konnte Standortsvarietäten von *Leptinotarsa* bei gleicher genotypischer Veranlagung durch identische äußere Bedingungen ineinander überführen; bei Elementararten von verschiedenem Genotypus ist dies nicht möglich.

Je komplizierter der Aufbau eines Reaktionssystems, desto zahlreicher werden wohl im allgemeinen für dasselbe die Reaktionsmöglichkeiten sein. Diese höhere Variabilität des Komplizierteren gegenüber dem Einfacheren wird aber im Lauf der Ereignisse meist dadurch weitgehend wettgemacht, daß nur ein System, welches „erhaltungsmäßig“ aufgebaut ist, von Dauer sein kann; andernfalls fällt es der „Selbstausmerzung“ oder dem mangelnden Einklang mit dem Milieu zum Opfer.

Nach DE VRIES ist es eine Frage der Ernährung, ob bei einer Zwischenrasse, die zur Ausbildung von Monstrositäten neigt, eine solche auftritt oder nicht. Er gibt an, daß gute Lebenslage die Zahl der Abnormitäten erhöhe; andere Autoren (z. B. VÖCHTING) sind der Meinung, daß dies durch schlechte Lebenslage geschähe. Es scheint, als ob in dieser Beziehung artliche Verschiedenheiten bestehen. LEHMANN ist allerdings der Ansicht, daß die Zahl der auftretenden Abnormitäten nicht einfach der Ausdruck einer stärkeren oder schwächeren Ernährung, sondern von inneren Faktoren abhängig ist. Siehe hierzu auch meine Arbeiten: „Über das Manifestwerden der ererbten Anlage einer Abnormität" und „Die Vererbung von Abnormitäten bei *Cyclops*" (ALVERDES 1920a u. b).

Eine endlose Diskussion hat sich darüber entsponnen, ob die Variationen der Organismenwelt zahlenmäßig beschränkt oder unbeschränkt und bestimmt gerichtet oder richtungslos sind. Unter dem Begriff der „Richtung" der Variationen scheinen mir die einzelnen Autoren Verschiedenes zu verstehen. Es kann kein Zweifel aufkommen, daß die Variationen, welche wir beobachten, insofern „bestimmt gerichtet" sind, als die Zahl der vorhandenen Möglichkeiten eine beschränkte ist. Keinem Züchter ist es bisher gelungen, Variationspotenzen, die nicht vorhanden sind, künstlich hervorzubringen. Doch scheint es mir angebracht, den Begriff der „bestimmten Richtung" nicht in diesem Sinne anzuwenden, sondern ihn dem der Orthogenese gleichzusetzen. Neben der Frage, ob die Zahl der Variationsmöglichkeiten eine beschränkte ist, besteht eine andere, ob nämlich bei den Variationen, welche zu einer phylogenetischen Weiterentwicklung führen, sich die Reaktionsnorm richtungslos bald in dieser, bald in jener Hinsicht verändert oder ob die entsprechenden Mutationen in bestimmter Richtung aufeinander folgen. Beides läßt sich vorstellen und wird zweifellos geschehen. Aber nur Mutationen, welche schrittweise in bestimmter Richtung auseinander hervorgehen, werden zur Entstehung komplizierterer Organe hinführen. Man kann sich zur Not vorstellen, daß eine neue, verwickelte Zeichnung durch einen einzigen mutativen Schritt entsteht, bei einem Organ wie dem Auge der Wirbeltiere ist solches undenkbar. Eine dritte Auffassung des Begriffes der bestimmt gerichteten Variation wäre die, daß die Veränderungen der Reaktionsnorm mehr oder minder geradlinig auf eine Erhöhung der Zweckmäßigkeit hinführen.

Die Fähigkeit, zu variieren, ist bei der einen Spezies stärker ausgeprägt als bei der anderen; bei den Haustieren tritt solches besonders deutlich hervor. Und zwar bezieht sich dies sowohl auf genotypische wie auf phänotypische Abänderungen. Hinsichtlich der letzteren ist darauf hinzuweisen, daß bei verschiedenen Nutzrassen die Anpassungsfähigkeit (d. h. die Modifikationsbreite) eine verschiedene ist. Die morphologischen Rasseeigenschaften sind umso ähnlicher, je mehr Genotypus sowie Lebenslage einander ähnlich. Unterschiede hinsichtlich der Variabilität ergeben sich bei den im Experiment erzielten Mutationen von *Drosophila* und *Leptinotarsa*. Bei der ersteren Gattung könnte man infolge der verhältnismäßig großen Zahl der Variationen, welche vielfach ausgesprochene Monstrositäten darstellen, und infolge ihrer zum Teil sehr ausgeprägten Modifikabilität eher den Eindruck der Allseitigkeit der Variationen haben als bei der letzteren Gattung, wo das Innehalten bestimmter Grenzen viel deutlicher hervortritt; hier handelt es sich bei den neuerzeugten Biotypen oft um Formen, die auch in der Natur lebensfähig sind.

Plate hat gezeigt, daß die einen *Cerion*-Arten stärker variieren als die anderen. Nach Fischer benötigen nicht alle *Vanessa*-Arten eine gleich starke Reizung, um Aberrationen zu ergeben. Ähnliches beobachtete Tower bei *Leptinotarsa*: Arten, die in der Natur wenig variabel sind, ließen sich auch im Experiment nur in geringem Maße beeinflussen. Wenn zwei Arten auf den gleichen Reiz in verschiedener Weise reagieren, so ist dies ein Zeichen, daß ihre Geschichte eine verschiedene war. Bei verschiedener gametischer Zusammensetzung ist die Reaktion auch bei gleichem Milieu meist eine verschiedene. Bei der gleichen Rasse gibt es stabilere und labilere Merkmale. Die Labilität ist nach Woltereck aufzufassen als eine Verschiebungsfähigkeit des Endprozesses einer merkmalsbestimmenden Assimilationsreihe.

Der Organismus kann also die Einflüsse des Milieus nur durch Variationen in wenigen Richtungen beantworten. Diese Reaktionen erfolgen nicht den äußeren Faktoren direkt proportional, sondern geschehen innerhalb der durch die Organisation der Art geschaffenen Grenzen, wie Goldschmidt (1920a) für die Entwicklungsbeschleunigung bei *Lymantria dispar* gezeigt hat. Die Art der Reizbeantwortung wird in höherem Maße durch die Beschaffenheit des Organismus als die des Reizes determiniert; so läßt sich nach Standfuss, Fischer und Tower die gleiche

Aberration durch hohe und niedere Temperatur, durch Feuchtigkeit, Zentrifugieren und Ätherdämpfe erzeugen. Der letztgenannte Autor brachte durch abgestufte Wärme- oder Kältewirkung eine kontinuierliche Reihe von Individuen hervor, welche von normalen über Melanisten zu albinotischen Tieren führte. Er erklärt diese Erscheinung so, daß die physiologischen Prozesse, welche die Färbung hervorrufen, durch die Temperatur entweder beschleunigt oder verlangsamt werden. Und zwar soll sich bei mäßig erhöhter Temperatur die Enzymtätigkeit erhöhen; bei mäßig erniedrigter Temperatur wird die Zeit verlängert, während welcher die Enzyme wirken; beide Male resultieren melanotische Individuen. Wird die Temperatur dagegen extrem verändert, so behindert dies die Tätigkeit der Enzyme. Die Wirkung der Temperatur ließ sich nicht dadurch steigern, daß man dieselbe das ganze Leben hindurch zur Einwirkung brachte; vielmehr ergab sich im letzteren Falle das gleiche Resultat wie dann, wenn man die Käfer nur während der letzten Larvenzeit und während des Puppenstadiums der abgeänderten Temperatur aussetzte. Die Variationen entstehen dadurch, daß die einzelnen Farbflecken, welche das Zeichnungsmuster der Oberseite bilden, größer oder kleiner ausfallen; daneben kann der Ton der Färbung variieren. In diesem Zusammenhang sei an eine Beobachtung von LEHMANN an *Veronica* erinnert, welche im Schatten weiß bis rot statt blau gefärbt ist. Offenbar können bei geringerer Belichtung die Reaktionen, welche zur Färbung der Blütenblätter führen, nicht so weit ablaufen wie im vollen Sonnenlicht.

Wird der Genotypus durch Mutation oder Faktorenkombination verändert, so ist die neue Reaktionsnorm mit einem Schlage fertig, mag der vollzogene Schritt groß oder klein gewesen sein, genau so wie nach einer chemischen Reaktion der neue Körper sogleich mit allen seinen Eigenschaften vorliegt. Es ist also bei einer neugewonnenen Rasse die ganze Modifikationsbreite von Anfang an ausgebildet, wie H_2O unmittelbar nach der Synthese den äußeren Bedingungen entsprechend sowohl als Eis, Wasser oder Dampf erscheinen kann.

Der Zustand der Reaktionsnorm vermag sich periodisch in gesetzmäßiger Weise zu verändern. Die bei *Anurea* (LAUTERBORN) und *Daphnia* beobachteten Cyclomorphosen lassen sich nicht ausschließlich auf die Veränderungen äußerer Faktoren zurückführen. WOLTERECK untersuchte genauer die periodischen Schwankungen der Helmhöhe bei *Daphnia*. Es stellte sich heraus, daß dieselbe

ein Produkt äußerer und innerer Faktoren ist: nämlich einerseits der Ernährung und Temperatur und andererseits der ererbten Potenz zur Helmbildung. Diese „Helmpotenz" hat ihren Sitz in den Hypodermiszellen; ihre Intensität steigt und fällt innerhalb der mit dem Dauerei beginnenden Reihe der Generationen, so daß sich von einem Dauerei zum anderen ein Cyklus ergiebt. v. SCHARFENBERG stellte fest, daß der Fortpflanzungsmodus bei *Daphnia* sowohl von einem ererbten inneren Turnus wie von äußeren Faktoren abhängt. In gesetzmäßiger Weise klingt (vom Dauerei ab gerechnet) von einer Generation zur anderen die parthenogenetische Tendenz zugunsten der sexuellen Vermehrung ab. Dazu treten die äußeren Faktoren, indem reiche Ernährung die Parthenogenese, spärliche Ernährung die Erzeugung von Geschlechtstieren fördert. Die beiden Gruppen von Faktoren, die inneren und die äußeren, können sich je nachdem gegenseitig unterstützen oder bekämpfen. Die von WOLTERECK und v. SCHARFENBERG gegebenen Erklärungen für die beobachteten Cyklen scheinen mir das Richtige zu treffen; immerhin ist es notwendig, darauf hinzuweisen, daß man mit dem Begriff des ererbten inneren Rhythmus vorsichtig zu Werke gehen muß. Denn es wäre denkbar, daß unter den zahlreichen äußeren Faktoren uns doch noch jener verborgen geblieben wäre, dessen periodische Schwankungen den an unserem Objekt beobachteten Rhythmus auslösen.

Ebensowenig wie es gleichgültig ist, in welcher Reihenfolge die Faktoren aufeinander einwirken, ist es bedeutungslos, wann die äußeren Faktoren in das Getriebe eingreifen. Die Zeit, während welcher dieselben über das Endergebnis der Reaktionen entscheiden, wird die sensible Periode (SEMON) genannt. Nach MORGAN ist das Manifestwerden mancher Mutationen von *Drosophila* davon abhängig, ob bestimmte äußere Einflüsse während einer sensiblen Periode wirken. Bei *Vanessa*-Puppen währt dieselbe bezüglich der Flügelfärbung nur wenige Stunden (FISCHER). Und zwar liegt diejenige für die Hinterflügel früher als die für die Vorderflügel. Ebenso kann sie für den Phänotypus eine ganz andere sein als für die genotypische Festheit. Nach TOWER ist die sensible Periode für den Genotypus während des Heranwachsens der Eier kurz vor Ablage eines jeden Satzes gelegen. Einwirkung extremer äußerer Bedingungen während dieser Zeit ruft Mutationen in großer Zahl hervor. Für Modifikationen der Zeichnung der Oberseite ist die sensible Periode während der letzten Larvenzeit

und des Puppenstadiums. Die sensible Periode für Flügelfärbung und Keimzellen fällt hier also nicht zusammen wie bei *Arctia caja* und *Vanessa urticae*, wo es nach den Untersuchungen von WEISMANN, STANDFUSS und FISCHER schien, als hätten sich durch äußere Beeinflussung „erbliche Abänderungen" erzielen lassen. Nach WOLTERECK ist das Ei von *Daphnia* für Induktion empfänglich, wenn es zum Übertritt in den Brutraum fertig ist. Präinduktion wird die Beeinflussung der folgenden Generation genannt; Induktion und Präinduktion sind zwei ganz verschiedene Reaktionen; sie können zur gleichen Zeit im gleichen oder entgegengesetzten Sinne oder jede für sich ablaufen.

Es muß, wenn gleiches oder ähnliches genotypisches Material vorliegt, bei gleicher Abänderung äußerer Faktoren eine Variation in gleicher resp. ähnlicher Richtung resultieren. Eine solche Veränderung braucht nicht nur auf die Individuen einer einzigen Lokalität beschränkt zu sein, sondern kann sich gleichzeitig an mehreren räumlich voneinander getrennten Orten vollziehen. So hat HASEBROEK gezeigt, daß an den verschiedensten Lokalitäten bei Schmetterlingen infolge Großstadtnähe eine Änderung des Genotypus erfolgt, welche in einer erblichen Schwarzfärbung ihren Ausdruck findet. FRIESE und v. WAGNER sprechen bei ihren geographischen Untersuchungen an Hummeln von homomorphosierenden Regionen, womit ein vorhandener Parallelismus der einwirkenden äußeren Bedingungen auf ähnliches genotypisches Material gekennzeichnet werden soll.

KRONACHER nennt „ökologische Konvergenzerscheinungen" diejenigen Vorkommnisse, wo durch gleiche oder ähnliche Zuchtbedingungen Ähnlichkeiten in Form und Nutzungseigenschaften bei Angehörigen verschiedener, an derselben Örtlichkeit lebenden Gattungen hervorgerufen werden, wie etwa im Hochgebirgs- oder Seeklima. So verändern sich eingeführte Rinderrassen vielfach in Richtung der einheimischen. Die kaltblütigen europäischen Pferde verwandeln sich in wenigen Generationen im trockenen Wüstenklima Nordafrikas in leichte. Daß die Umstellung nicht sogleich, sondern allmählich erfolgt, ist auf die später zu besprechende Nachwirkung des früheren Milieus zurückzuführen. Die in Afrika einheimischen Pferde behalten ihre Eigentümlichkeiten im wesentlichen auch dann bei, wenn sie nach Europa überführt werden; ihre Reaktionsnorm ist also eine spezifische, den Bedürfnissen des Wüstenklimas mehr angepaßte. Nehmen wir an, daß

diese Reaktionsnorm einmal mutativ aus einer anderen, für das betreffende Klima weniger geeigneten entstanden sei (was denkbar, wenn auch nicht mit Sicherheit nachzuweisen ist), so lägen also in diesem Falle Modifikationen und Mutationen in gleicher Richtung. Auf derartiges wird später noch genauer zurückzukommen sein; hier soll nur noch auf eine Beobachtung von TOWER verwiesen werden, welcher angibt, daß manche bei *Leptinotarsa* in der Natur vorkommenden „erbliche“ Farbvarietäten von bloßen Modifikationen nicht zu unterscheiden seien. Es muß aber andererseits betont werden, daß dieser Forscher feststellte, ein durch 400—500 Generationen währender Aufenthalt der Käfer in bestimmten Teilen Nordamerikas sei nicht imstande gewesen, Modifikationen in genotypische Abänderungen überzuführen.

Zahlreich sind die Beobachtungen, welche über phylogenetische Parallelentwicklung im Tier- und Pflanzenreich angestellt wurden. Unter „unabhängiger Entwicklungsgleichheit“ oder „Homöogenesis“ versteht EIMER die Erscheinung, daß im Verlauf der Stammesgeschichte bei verschiedenen Tier- oder Pflanzengruppen die gleichen Charaktere selbständig zur Ausbildung gelangen können; die betreffenden systematischen Einheiten haben während ihrer Phylogenese eine in gleicher oder ähnlicher Richtung verlaufende Entwicklung durchgemacht. Auf diese Weise erklärt EIMER bei Schmetterlingen eine Reihe von Vorkommnissen, die früher als Mimikry gedeutet wurden. BRESSLAU untersuchte eine parallele Entwicklung innerhalb der Säugerklasse; STRESEMANN deutet im Sinne EIMERs als Resultat unabhängiger Entwicklungsgleichheit bei Vögeln eine Erscheinung, die seit WALLACE als Schulbeispiel der Mimikry galt. Ich selbst berichtete über die gleichgerichtete stammesgeschichtliche Entwicklung der Vögel und Säugetiere (ALVERDES 1919; siehe dort auch Hinweise auf weitere Autoren).

ZEDERBAUER stellt anläßlich der Beobachtungen an Nadelhölzern fest, je ähnlicher zwei Familien, Gattungen usw. seien, desto mehr gemeinsame Variationsrichtungen weisen sie auf. Mit HAECKER (1909) bezeichnen wir das partielle aberrative Übergreifen oder Überspringen einer Spezies auf die normalen Formverhältnisse und Merkmalskomplexe eines benachbarten, aber in der Gegenwart scharf abgegrenzten Verwandtschaftskreises als „Überschläge“ oder „Transversionen“. Ein solches Verhalten erklärt HAECKER (1918) durch die „Pluripotenz“. Hierunter ist die in jedem Organismus vorhandene virtuelle Fähigkeit zu verstehen, unter

besonderen Bedingungen bestimmte, vom Typischen abweichende Entwicklungsrichtungen einzuschlagen, also das Vorhandensein einer größeren, aber nicht unbegrenzten Zahl von Potenzen oder Entwicklungsmöglichkeiten.

Den Ausführungen NAEFS zufolge geschieht in der Stammesgeschichte eine parallele Abänderung, wenn die Voraussetzungen der gegebenen Organisation gleich und die Umgebung auch gleich ist. Ein solches Verhalten könnte den Eindruck einer gesetzmäßigen, von immanenten Ursachen geleiteten Entwicklung machen. Dies wird als Täuschung bezeichnet; es kann wohl bestimmte prospektive Möglichkeiten geben; die Realisation geschieht jedoch durch äußere Faktoren. Unter bestimmten Verhältnissen wird eine bestimmte Organisation stets in bestimmter Weise abgeändert.

Schon EIMER nahm als Ursache der Orthogenesis das Wechselspiel der äußeren und inneren Faktoren an und nicht mystische, der lebenden Substanz verliehene Kräfte. So ist es nach ihm zu erklären, wenn bei räumlich getrennten Arten gleichgerichtete Abänderungen wie in vorgezeichneter Bahn sich ergeben. Eine solche Entwicklung kann zum Untergang der Art führen, wie manche Autoren dies für die Riesenreptilien, für *Smilodon*, für den Riesenhirsch, das Mammut usw. annehmen. Die Art der Reaktionen zwischen äußeren und inneren Faktoren, welche die Phylogenese wie nach einem großen Entwicklungsplane vorwärtstreiben, ist uns gänzlich unbekannt. Es bleibt zurzeit keine andere Möglichkeit, als dabei an orthogenetisch fortschreitende Mutationen zu denken. PLATE, der sehr warm für das Selektionsprinzip eintritt, erkennt das Vorhandensein einer bestimmt gerichteten Entwicklung an, welche er Orthoevolution nennt. Dieselbe steht im Gegensatz zur Orthoselektion, bei der durch den Kampf ums Dasein die Entwicklung in einer bestimmten Bahn gehalten wird. Wenn wir von einer Parallelentwicklung sprechen, so ist dies stets nur bildlich gemeint. Mithin ist es vielfach Auffassungssache, ob der Begriff der Parallelität angewandt werden soll oder nicht. Man kann hierin auch zu weit gehen; denn bei einiger Findigkeit lassen sich bei einem gegebenen paläontologischen oder vergleichend-anatomischen Material sehr leicht überall große Linien der Entwicklung konstruieren, besonders dann, wenn alle nicht einzuordnenden Abweichungen als korrelatives Beiwerk bezeichnet werden.

NÄGELI ließ anfangs die Phylogenese von dem Vervollkommnungsprinzip des Organischen beherrscht sein; später sprach er, um dem Vorwurf der Mystik zu entgehen, von dem Prinzip der Progression. Innere Ursachen, welche durch die Natur der organisierten Substanz bedingt sind, sollen für die phylogenetischen Veränderungen verantwortlich sein. Die Außenwelt soll dabei nur in geringem Grade Einfluß gewinnen können, hauptsächlich die Anpassungen leiten sich von ihrer Einwirkung her. Dies führte ihn zu der Theorie der bestimmten und direkten Bewirkung. Sie wurde zu einer Zeit aufgestellt, als man noch nicht zwischen Modifikationen und Mutationen unterschied. Daß zweckmäßige Reaktionen (also Modifikationen) allein durch direkte Bewirkung auftreten können, läßt sich täglich beobachten. NÄGELI schloß hieraus ohne weiteres, daß auch dabei das Erbbild in der Richtung auf eine zweckmäßigere Reaktionsnorm (wie wir heute sagen) verändert würde. Bei allen Individuen der Art sind die inneren und äußeren Faktoren im wesentlichen die gleichen, dadurch wird innerhalb der Spezies Gleichförmigkeit in der Fortentwicklung erzielt.

WEISMANN ist der Ansicht, daß durch Germinalselektion die Steigerung der Eigenschaften in bestimmter Richtung erfolge. Die Vettern SARASIN unterscheiden eine ektogene und eine endogene Orthogenesis. Letztere wird als die mächtigere bezeichnet; sie soll aus „konstitutionellen Ursachen“ erfolgen. Diese beiden Autoren sprechen sich dagegen aus, daß die Entwicklung von Formenketten bei Schnecken aus äußeren Ursachen geschehe. Mir scheint die Unterscheidung zwischen äußeren und inneren Ursachen eine unglückliche; was unter der Fortentwicklung aus konstitutionellen Ursachen zu verstehen ist, wird dabei nicht klar.

ASKENASY ist der Ansicht, die Vervollkommnung sei charakteristisch für die organische Welt. Organismen und Lebensbedingungen ändern sich unabhängig voneinander; die Selektion vermittelt zwischen ihnen; ohne Kampf ums Dasein gäbe es nicht etwa noch andere Reiche und Klassen. Hierzu ist zu bemerken, daß es sich hinsichtlich der Beurteilung der Selektion um eine Auffassungssache handelt, da uns über sie jede Erfahrung mangelt. KORSCHINSKY spricht von einem inneren, den Lebewesen immanenten Trieb zum Fortschritt, C. E. v. BAER von Zielstrebigkeit.

Soweit die älteren Autoren, welche, je weiter wir in der Geschichte der Biologie zurückgreifen, um so mehr dem Leben

eine Eigengesetzlichkeit zusprechen (siehe darüber auch SCHAXEL, 1919). Es lag mir daran, im vorliegenden Kapitel zu zeigen, wie man demgegenüber neuerdings versucht, die biologischen Vorgänge als chemisch-physiologische Reaktionen aufzufassen. Nach diesem Prinzip sind zunächst jene Prozesse zu behandeln, welche sich am Einzelindividuum abspielen. Dann aber ist anzustreben, auch die Ereignisse, welche in ihrer Gesamtheit die phylogenetische Entwicklung der Tier- und Pflanzenstämme ausmachen, in ebenderselben Weise zu deuten. Ich bin mir wohl bewußt, daß es sich dabei nur um Annahmen, nicht um Bewiesenes handelt.

III. Vorfragen

Das Problem der Zweckmäßigkeit ist eines der Grundprobleme der Biologie. Wir sehen auf Schritt und Tritt, daß die Organe eines Tiers oder einer Pflanze hinsichtlich ihres Baues in Harmonie untereinander und mit den Erfordernissen ihrer Umgebung stehen, so daß ihre Funktion zur Erhaltung des Individuums und der Art führt. Wir beobachten, wenn dieses Gleichgewicht einmal gestört wird, daß dann vom Organismus aus eine weitgehende Regulation erfolgen kann. Der Darm paßt sich individuell an die Ernährung an (siehe z. B. die Versuche von BABAK an der Froschlarve); tropische Säugetiere erlangen in der Menagerie einen Winterpelz usw. Daher definiert LENZ Krankheit als ein Leben an den Grenzen der Anpassungsbreite.

Von Interesse ist es, von Fall zu Fall dem Mechanismus nachzugehen, durch welchen Zweckmäßiges hervorgebracht wird. Es ist bekannt, daß durch Reizung der Haut ein Frosch sich heller färbt. Den Laubfrosch treffen zahlreiche Hautreize im allgemeinen nur, wenn er auf Blättern sitzt; dieselben sind in freier Natur, besonders bei Sonnenlicht, gewöhnlich mehr oder weniger hellgrün. Also kommt etwas durchaus Zweckmäßiges zustande, wenn der Laubfrosch auf Hautreize hin hellgrün wird. Diese in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle existenzfördernde Reaktion erfolgt aber auch dann, wenn die Blätter rot sind oder der Frosch sich im Dunkeln befindet. Wenn wir überhaupt einen Zusammenhang zwischen der Grünfärbung der Blätter und der des Laubfrosches annehmen, so scheinen Vorkommnisse wie die, daß der Laubfrosch gelegentlich auch einmal auf einer nicht grünen Unter-

lage sitzt, bei der Festlegung der Verfärbungsreaktion keine Bedeutung erlangt zu haben.

Das Vorhandensein der Zweckmäßigkeit und Anpassung lehrt die tägliche Erfahrung (siehe zum folgenden auch ZUR STRASSEN, ferner über Ursprung und Rolle der Zweckmäßigkeitsvorstellung in der Biologie SCHAXEL, 1919). Wie sind diese Erscheinungen entstanden? Eine Anzahl Forscher hat sich bemüht, um das teleologisch Anmutende des „Zweckes" aus der biologischen Terminologie zu eliminieren, den Begriff der „Zweckmäßigkeit" zu ersetzen; ROUX verwendet statt seiner das Wort „Dauerfähigkeit". Wir müssen, wenn wir von Anpassung sprechen, unterscheiden zwischen einem Vorgang und einem Zustand. Ein Vorgang spielt sich ab, wenn unter dem Einfluß veränderter äußerer Bedingungen Zweckmäßiges, Dauerförderndes zustande kommt. HAECKEL nennt jede Abänderung der Organismen durch äußere Bedingungen eine Anpassung; wir wollen ihm darin nicht folgen. Der Anpassungsvorgang führt zum Angepaßtsein (zur Angepaßtheit DRIESCH).

Die Zweckmäßigkeit, die wir in der Natur beobachten, ist keine absolute und ideale. Die Lebewesen besitzen also nicht die Fähigkeit, ihre Lebensäußerungen stets nach der nützlichen Seite zu dirigieren. Wie kam der Mensch überhaupt darauf, alles, was ihm in der Natur vor Augen trat, ohne weiteres als einem besonderen „Zwecke" dienend anzusehen? Offenbar leitet sich dieser Gedanke aus folgendem ab. Die Einrichtungen seiner Umgebung, die er sich selbst schuf, hatten alle irgendeinen bestimmten Zweck zu erfüllen, und da er nach dem Kirchenglauben die Objekte der Natur einem persönlichen Schöpfer zuschrieb, so war es für ihn undenkbar, daß derselbe nicht auch nach einem zweckvollen Plane vorgegangen wäre. In die Deszendenztheorie kam der Gedanke von der Nützlichkeit aller Eigenschaften der Organismen dadurch hinein, daß LAMARCK sich vorstellte, das vorhandene Bedürfnis wirke als Reiz zur Ausbildung eines Organs, während DARWIN den Gang der Phylogenese durch Nützlichkeit und Schädlichkeit der Eigenschaften und durch die kumulative Wirkung der Selektion leiten ließ. DARWIN weist darauf hin, daß wir über die wahre Bedeutung der meisten Charaktere noch sehr wenig orientiert seien, so daß uns deren vielleicht vorhandene Nützlichkeit bisher meist verborgen geblieben wäre. WALLACE geht so weit, anzunehmen, daß alle Charaktere, welche wir beobachten,

wenn nicht in der Jetztzeit, so doch früher einmal von Nutzen gewesen seien. Mit Recht fragt demgegenüber EIMER, wo z. B. der Anpassungscharakter der Bänderung bei der Schale von *Helix* läge, welche am gleichen Standort bei den einen Individuen fehlen, bei den anderen vorhanden sein kann. NÄGELI, GOEBEL und andere weisen darauf hin, daß sich ein Nutzen immer herausklügeln lasse; ein solcher wäre aber sicher genau so gut feststellbar, wenn das betreffende Organ ganz anders beschaffen sei. Jedenfalls erscheint es gezwungener, für alles einen Nutzen zu suchen als auch indifferente Eigenschaften anzunehmen.

Nach DÜRKEN sind die experimentell erzeugten Farbänderungen der Schmetterlingspuppen keine Schutzfärbungen. Für GOLDSCHMIDT ist nach seinen Untersuchungen an *Lymantria* Pigmentierung der in seiner Beschaffenheit an sich gleichgültige sichtbare Ausdruck lebenswichtiger physiologischer Vorgänge. Der zeitliche Ablauf solcher Reaktionen muß mit den Notwendigkeiten der Außenwelt übereinstimmen. Die Frage, welchen Vorteil bietet diese oder jene Größen- oder Farbänderung einem Tier, ist demnach zu ersetzen durch eine andere: welche Reaktionen haben sich im betrachteten Falle in zeitliche Harmonie mit äußeren Verhältnissen gestellt? Hierdurch wird unsere Auffassung von der Anpassung auf eine neue Grundlage gebracht. So ist denn auch nach GOLDSCHMIDT die ererbte Geschwindigkeit der larvalen Entwicklung genau koordiniert den klimatischen Verhältnissen des Wohnorts der betreffenden Rasse. Unterschiede, welche sich zwischen zwei Rassen in dieser Hinsicht ergeben, können in Beziehung geraten zu den ersten Schritten in der Ausbildung von Artverschiedenheiten.

Der Deszendenzgedanke hat nicht selten dazu geführt, nach einer Abstufung im Grade der Anpassung nicht nur innerhalb einer hypothetischen phylogenetischen Reihe, sondern auch bei Angehörigen verschiedener Gruppen zu suchen. Wenn konstatiert wird: der Maulwurf ist besser ans Graben angepaßt als der Dachs, so läßt sich an dieser Feststellung nichts aussetzen. Weiter darf man jedoch nicht gehen, als nur verschiedene Grade der Anpassung hinsichtlich einer bestimmten Tätigkeit oder Funktion festzulegen; denn wir geraten in die größten Schwierigkeiten, wenn wir unsere Aussage betreff der Anpassung auf einen ganzen Komplex von Lebensbedingungen ausdehnen. Wer will entscheiden, ob Paramaecien, Amöben oder Rotatorien besser an das Leben im Wassertümpel angepaßt sind? Die Frage ist müßig; alle drei Formen sind

in Harmonie mit Lebensbedingungen, welche auf der Erdoberfläche häufig zu finden sind; und deshalb bleiben sie erhalten. Je nach den Gesichtspunkten, mit denen der Beobachter an den Versuch einer Wertung der Anpassungen heranträte, würde die Beurteilung verschieden ausfallen.

Es ist demnach auch nicht die geringste Veranlassung zu der Auffassung vorhanden, als ständen etwa die jetzt lebenden Formen hinsichtlich ihrer Anpassung höher als ihre Vorfahren; denn die letzteren waren sicherlich der Lebenslage entsprechend organisiert, in welcher sie sich befanden; die rezenten Formen sind den heutigen Bedingungen angepaßt. Die Umwandlung dieser einen Anpassung in die andere geschah vermutlich in Harmonie mit den allmählichen Veränderungen des Milieus.

Wie kann man die Entstehung der Anpassungen erklären, wenn man nicht annehmen will, daß die Arten und mit ihnen die auf der Erdoberfläche herrschenden Verhältnisse im heutigen Zustand seit dem Anbeginn aller Tage existierten? Das Erhaltungsfördernde, welches wir an einem Tier oder einer Pflanze beobachten, kann einerseits entstanden sein durch Umbildung von Einrichtungen, welche vordem unter anderen Umständen bereits von Nutzen waren, oder aber aus früher indifferenten Merkmalen. Warum im Laufe der Phylogenese überhaupt Verschiebungen des Artbildes sich vollzogen haben, ist an sich schon der Untersuchung wert; daß aber diese Veränderungen — wenn wir den Endeffekt betrachten und die Zwischenstadien zunächst unberücksichtigt lassen — stets so verlaufen sind, daß Erhaltungsfähiges resultierte, bedarf in erhöhtem Maße der Erklärung. Die äußeren Faktoren wirken blind; wodurch sind die Veränderungen der Organismen stets so erfolgt, daß die letzteren sich bis auf den heutigen Tag erhalten konnten? Und nicht allein die Entstehung von Anpassungen überhaupt, sondern vor allem die Häufung derselben ist das Problem (Becher).

Eine Anzahl Theorien ist zur Beantwortung der aufgeworfenen Fragen ersonnen worden. Eine Vererbung der zweckmäßigen somatischen Qualitäten, welche das Individuum erwarb (eine „Vererbung erworbener Eigenschaften“) würde am raschesten zur Anpassung führen. Lamarck ist der Ansicht, daß nicht eine beliebige, sondern nur eine passende Abänderung auf die Nachkommen übertragen wird; schon das Bedürfnis wirkt nach ihm als Reiz. Eine große Zahl der von paläontologischer und vergleichend-

anatomischer Seite angestellten deszendenztheoretischen Betrachtungen geht ohne weitere Prüfung von einer Vererbung funktioneller Anpassungen als Voraussetzung aus; allein, es fehlt für diese Anschauung eine exakte Grundlage. Mit Recht jedoch fragt ROUX: wodurch entstehen trotz Nichtvererbbarkeit der durch Gebrauch entstandenen Eigentümlichkeiten erbliche und ohne Funktion solchen gleiche oder sehr ähnliche Gebilde?

Die Selektionstheorie nimmt zufällige Variationen, Vererbung derselben und Überleben der Passendsten im Kampf ums Dasein an. Dieses Prinzip würde erheblich langsamer eine Anpassung zum Artmerkmal machen. Wir werden im folgenden zu untersuchen haben, inwieweit wir dasselbe anerkennen können. Die fast uneingeschränkte, mehrere Jahrzehnte hindurch dauernde Herrschaft der Selektionstheorie hat bei manchen Autoren eine gewisse Einseitigkeit der Betrachtungsweise gezüchtet; für sie ist das Vorhandensein eines Organs „erklärt", wenn sie dessen biologische Bedeutung erkannt zu haben glauben. Ihnen gilt beispielsweise als „Ursache" einer Färbung das „Schutzmotiv". Diese Anschauungsart entspringt der gleichen Gedankenwelt wie die ablehnende Haltung HAECKELS gegenüber der Entwicklungsmechanik, welche dieser damit begründete, daß das biogenetische Grundgesetz bereits die „zureichende kausale Erklärung" der Ontogenese sei.

In Afrika spielt sich zur Zeit vor unseren Augen an der Säugetierfauna ein durch Selektion hervorgerufener Anpassungsvorgang größten Stiles ab. Die großen Arten eignen sich nicht für das Zusammenleben mit der weißen Rasse, sie sterben aus; die kleinen Arten bleiben zurück. Die Nager und Formen von ähnlicher Größe passen sich nicht an, indem sie immer kleiner und dadurch geschützter werden, sondern alles Größere (Antilopen, Löwen usw. bis hinauf zum Elefanten) wird allmählich ausgerottet. Das zufällige Passen ruft hier die Erscheinung der Anpassung hervor.

Bei der Selektion werden, ganz allgemein gesprochen, von vielen realisierten Möglichkeiten also nur diejenigen erhalten, welche unter ein gewisses Maß von Erhaltungsfähigkeit nicht hinuntergehen. Danach vergehen die Arten, aber entstehen nicht durch Selektion (DE VRIES). Letztere ist nur merkmalstilgend, aber nicht eigentlich merkmalsschaffend, oder dieses doch nur insofern, als durch sie, wenn bei Änderung der Lebensbedingungen das Anpassungsgleichgewicht verloren ging, indirekt

ein neues Gleichgewicht hervorgerufen wird. SPENCER scheint mir also zu weit zu gehen und die Rolle der Selektion zu überschätzen, wenn er vom „Überleben des Passendsten“ spricht (womit ein Kampf ums Dasein von einer Schärfe angenommen wird, wie er in der Natur nicht zu beobachten ist). Man kann also wohl nur von einem „Überleben des Passenden“ reden. Nach ROUX sehen wir heute nichts als Restbestandteile, alles, was sich als dauerfähig erwies. Es würde nach dieser Anschauung in der organischen Welt nicht anders zugehen als in der anorganischen, wo auch nur erhaltungsfähige Körper von Dauer sind.

Daß innerhalb der Art nur diejenigen Individuen, welche in „existenzwahrender“ Weise auf veränderte Bedingungen reagieren, von der Ausmerzung verschont bleiben, zeigen die Versuche von BREITENBECHER. Wenn *Leptinotarsa decemlineata* aus dem Grasland in die Wüste überführt wird, so stellt sich ein neues Stoffwechselgleichgewicht unmittelbar her. Nicht-anpassungsfähige Individuen fallen der Ausmerzung anheim. Die Zuchten machen dann binnen kurzem den Eindruck, als handle es sich um Tiere, die seit langer Zeit an das Wüstenklima angepaßt sind.

HERBST hielt Salamander in der Dunkelheit; einige der Tiere fraßen dort ebensogut wie bei Tageslicht, andere dagegen gingen zugrunde; ein vordem indifferenter Charakter: die Fähigkeit, auch im Dunkeln Nahrung zu suchen, erlangte plötzlich Selektionswert. HERBST berichtet fernerhin von weitgehenden individuellen Unterschieden bezüglich des Appetits und der Geschicklichkeit im Erhaschen der Beute bei den in der Helligkeit gehaltenen Individuen. Manche dieser Tiere, die in der Natur sicher eingegangen wären, hielten sich unter den Bedingungen der Gefangenschaft am Leben. Hier sehen wir, wie ein Nachlassen der Selektion eine größere Anzahl von Individuen angepaßt sein läßt. Auch unter den von MORGAN gezogenen Mutanten befanden sich viele, die in der Natur sehr bald verschwunden wären. HERIBERT-NILSSON konstatiert, daß bei seinen Kreuzungsexperimenten an *Salix* Kombinationen, die gegen das Befallen durch *Melampsora* stärker empfindlich waren als die Eltern, in der Natur nicht existenzfähig gewesen wären, sich aber unter den künstlichen Bedingungen hielten.

Eine domestizierte Rasse nimmt nach SIEMENS unter Umständen dadurch ihren Ursprung, daß einem in der Natur stark erhaltungsgefährdenden (pathologischen) Merkmal auf Grund der Eigenheit des menschlichen Geschmacks plötzlich ein Plus von

Anpassung innewohnt. Ein Domestikationsmerkmal kann also ein solches sein, welches in der Natur nicht erhaltungsmäßig ist, den Züchter jedoch zur Auslese anregt. Zum Zwecke der Erzielung einer Nutzrasse sucht der Züchter diejenige Rasse aus, welche auf die dargebotene Lebenslage optimal reagiert; nach KRONACHER ist die Akklimatisationsfähigkeit eine Eigentümlichkeit, welche der einen Haustierrasse in höherem Grade zukommt als der anderen.

Nach allem müssen wir annehmen, daß sich bei den Organismen neben den Anpassungscharakteren zahlreiche indifferente finden; Unzweckmäßiges, welches den Bestand der Art nicht gefährdet, kann erhalten bleiben; nur unbedingt Schädliches verfällt der Ausmerzung. Tiere und Pflanzen sind also in der Weise organisiert. daß sie in ihrer „normalen" Umgebung leben und die Art zur Fortpflanzung bringen können. Tritt irgendetwas Neues, bisher Unbekanntes in dieses Milieu hinein, so ist es nicht verwunderlich, wenn unter Umständen auf dasselbe unzweckmäßige, das Leben des Individuums gefährdende Reaktionen erfolgen. So sehen wir, daß gewisse Bakterien auf Sublimat positiv reagieren. Vögel und Insekten fliegen bei Nacht auf eine Lichtquelle zu und können dadurch ihren Tod finden. Gelangen derartige neue Faktoren häufiger zur Wirkung, so ließe sich denken, daß allmählich alle mit unzweckmäßiger Reaktionsweise ausgestatteten Individuen vernichtet werden.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß wir nicht geradezu von einer „Ohnmacht", aber auch nicht von einer „Allmacht der Naturzüchtung" hinsichtlich der Entstehung der Arten und damit der Zweckmäßigkeiten in der lebenden Welt sprechen dürfen. Die Selektionstheorie setzt das Vorhandensein zahlreicher erblicher Variationen als gegeben voraus, läßt ihren Ursprung aber im Dunkel. Dabei kann es sich um Variationen handeln, welche spontan durch Mutation in einer genotypisch einheitlichen Population oder durch Faktorenkombination auftreten, oder aber es besteht die Population von vornherein aus einem Gemisch verschiedener Genotypen. Unter den dem Kampf ums Dasein dargebotenen Variationen müssen sich stets auch solche befinden, welche zufällig in einer dauerfördernden Richtung gelegen sind, wenn die Art nicht aussterben soll. Nur solche Variationen der Reaktionsnorm führen die Spezies weiter; den Ursprung derselben kennen wir nicht. Zur Ausfüllung der hier vorhandenen Lücke kann vielleicht bis zu einem gewissen Grade die von NÄGELI auf-

gestellte Theorie der „bestimmten und direkten Bewirkung" dienen. Von den Anhängern derselben werden ganz besondere, der lebenden Substanz eigentümliche Reaktionen angenommen, welche die Phylogenese vorwärtstreiben. O. HERTWIG äußert sich über die Natur solcher Reaktionen dahingehend, daß z. B. Augen von Wirbeltieren und Cephalopoden „nicht nach dem Prinzip der Selektionstheorie, sondern auf Grund von verwickelten, uns gänzlich unbekannten Naturgesetzmäßigkeiten durch fortdauernde Einwirkung ein und derselben konstanten Ursache, nämlich der Lichtwirkung auf zwei verschieden beschaffene, durch Licht reizbare Substrate des Lebens entstanden".

Nahm diesem Prinzip zufolge die Eigentümlichkeit mancher Arten, im Winter ein weißes Haar- oder Federkleid zu tragen, daher ihren Ursprung, daß durch direkte Bewirkung alle Individuen derselben die entsprechende Reaktionsweise ausbildeten, oder geschah letzteres nur bei wenigen Individuen, so daß die saisonale Umfärbung erst indirekt und allmählich durch Selektion in den Merkmalsschatz der Arten überführt wurde? Wir können derartige Fragen heutzutage nicht zur Entscheidung bringen, da sie für uns viel zu komplex sind; deshalb bleibt es bis auf weiteres Anschauungssache, ob die eine oder andere Erklärungsweise als die wahrscheinlichere angesprochen wird.

Die Theorie der direkten Bewirkung geht von der Beobachtung aus, daß Organismen, welche von einem Milieu in ein anderes überführt werden, in einer Weise abändern können, welche wir als zweckmäßig auffassen. Es läßt sich feststellen, daß die gleiche Pflanze in den Alpen und im Tieflande einen verschiedenen Habitus zur Schau trägt, welcher deutlich mit dem Standort zusammenhängt. Werden winterkahle Holzpflanzen in die Tropen übertragen, so verlängert sich das Leben der Blätter; dieselben gewinnen ledrige Konsistenz. Nach wenigen Jahren befinden sich die vorjährigen Blätter noch an den Ästen, wenn die jungen bereits austreiben. In ähnlicher Weise erhalten andere europäische Pflanzen in den Tropen neue physiologische und morphologische Eigentümlichkeiten. Die Veränderung erfaßt ausnahmslos hunderte von Individuen in gleicher Weise; Selektion greift bei diesem Umwandlungsprozeß nicht ein (v. WETTSTEIN). Da auch die folgenden Generationen den neuen Charakter aufzeigen, so hat man wohl auch von einer „direkten erblichen Anpassung" gesprochen und auf eine stattgefundene dauernde Umprägung der Art geschlossen.

Der Kern der Sache ist bei derartigen Erörterungen garnicht getroffen. Denn eine solche Betrachtungsweise rechnet nicht mit dem Unterschied zwischen Modifikation und Mutation (BAUR). Damit, daß sich bei Milieuwechsel der Phänotypus ändert, ist noch keineswegs gesagt, daß auch die Reaktionsnorm eine andere wurde. Letzteres aber ist Voraussetzung für eine tatsächliche Artumwandlung. Es ist nicht verwunderlich, wenn die neuen Eigentümlichkeiten so lange „erblich" sind, als die betreffenden Bedingungen anhalten, und daß Eltern und Kinder unter den gleichen Bedingungen die gleichen Merkmale ausbilden. Andererseits wäre es völlig verfehlt, wollte man hier von Scheinvererbung sprechen, da „nur eine milieubedingte Eigenschaft" vorliege. Daß eine Art in Europa dieses Gepräge und in den Tropen jenes zeigt, gehört zu ihrer Reaktionsnorm; in beiden Fällen handelt es sich um echte Vererbung, ob nun mehrere Generationen hindurch die eine oder andere Modifikation ausgebildet wird; der Streit, ob die geschilderte Veränderung der Art „erblich" sei oder nicht, ist müßig; denn erblich ist sie, solange das adäquate Milieu gegeben ist.

Wir verlassen den durch exakte Forschungen gesicherten Boden, wenn wir von der Fähigkeit der Organismen, in Harmonie mit äußeren Bedingungen Modifikationen in zweckmäßiger Richtung auszubilden, auf eine ähnliche Änderungsfähigkeit der Reaktionsnorm schließen. Es muß festgestellt werden, daß hier bereits das unendliche Gebiet des Nichtwissens und das Reich der Hypothese beginnt. Wir stehen vor einer der Kardinalfragen der Biologie: ändert sich die Reaktionsnorm zumeist oder doch häufig in zweckmäßiger Weise (wie wir solches bei Modifikationen sahen) oder liegen ihre Abänderungen immer nur „zufällig" in erhaltungsmäßiger Richtung?

Im Falle, daß die Phylogenese auf Mutationen angewiesen ist, die ohne Rücksicht auf die Erhaltungsfähigkeit des Individuums und der Art erfolgen, fällt der Selektion die Rolle zu, Nichtzweckmäßiges auszumerzen, so daß erst allmählich und indirekt die ganze Population mit einer nichtschädlichen Reaktionsweise ausgestattet wird. Kein Versuch, welcher mit genotypisch einheitlichem Material angestellt wurde, sprach bisher für eine direkte Anpassung der Reaktionsnorm, bei Versuchen mit Kulturpflanzen, welche bei Milieuänderung eine dauernde Verschiebung der Reaktionsnorm aufzeigten, die sich auch durch Versetzung in die alte Lebenslage nicht mehr rückgängig machen ließ, handelte es sichs stets um Populationen,

welche aus einem Genotypengemisch bestanden; die Veränderung in Richtung auf die Anpassung geschah hier durch Selektion (JOHANNSEN).

DE VRIES zufolge entstehen die Mutationen ohne Rücksicht auf Nützlichkeit und Schädlichkeit; nach EIMER vollzieht sich das organische Wachstum nicht im Hinblick auf die Nützlichkeit. Die TOWERschen Versuche haben erwiesen, daß gegebenenfalls im gleichen Experiment verschiedene Biotypen mutativ entstehen; es kann sich also bei *Leptinotarsa* nicht um adaptative Reaktionen handeln, sondern nur um indifferente Änderungen des Genotypus. Bisher liegt nicht der geringste Beweis vor, daß die Mutationen, ähnlich wie vielfach die Modifikationen, nach den Bedürfnissen der Anpassung zugeschnitten sind. Es ist jedoch zuzugeben, daß in allen diesen Fällen nur jeweils ein erster Mutationsschritt bekannt wurde; wir wissen nicht, wie sich etwaige weitere Mutationen gestalten würden, ob sie richtungslos hierhin oder dorthin springen oder ob sie orthogenetisch merkmalsverstärkend oder -abschwächend ausfallen würden. Die Natur der Mutationen ist uns bisher viel zu wenig erschlossen. Solche in „zufällig zweckmäßiger Richtung" wurden noch nicht aufgezeigt. Man kann sich zur Not vorstellen, daß durch Verstärkung eines Merkmals sich zufällig eine erhöhte Zweckmäßigkeit desselben ergibt. Wenn wir aber annehmen, daß nicht selten durch orthogenetische Mutationen eine Erhöhung der Komplikation und damit auch gleichzeitig eine Vermehrung der Zweckmäßigkeit erfolgen kann, so müssen wir zu völlig unbekannten Gesetzmäßigkeiten unsere Zuflucht nehmen, falls wir einerseits die Bedeutung der Selektion und andererseits das Walten zwecktätiger Agentien leugnen.

Die Möglichkeit, Zweckmäßiges durch Selektion zu erklären, findet ihre Grenzen, auch wenn der Phantasie noch so weiter Spielraum gelassen wird. Schwierigkeiten entstehen, wenn wir die endgültige Festlegung der Entwicklungsrichtung bei komplizierten Organen, die nur beim Zusammenwirken aller Teile von Nutzen sein können, der Selektion zuschreiben wollen. In noch größere Verlegenheit geraten wir, wenn die koadaptive Anpassung von Individuen verschiedener Arten allein durch richtungslose Variation und Selektion erklärt werden soll, wie z. B. diejenige zwischen Blüten und Insekten. Hier setzt die Annahme der Selektion bei dem einen Organismus immer das Vorhandensein der Eigenschaft des anderen voraus. Auch die WEISMANNsche Germinalselektion

kann in solchen Fällen nicht endgültig befriedigen, auf welche bestimmt gerichtete, im geeigneten Moment erfolgende Variation und korrelative Adaptation unter Wachstum oder Rückbildung der Organe zurückgeführt werden soll.

Nicht durch Selektion erklärbar sind die primären Lebenseigenschaften wie Wachstum, Assimilation, Atmung, Symmetrie, Reizbarkeit, die Regulationen usw. Mit PLATE müssen wir annehmen, daß dieselben entstanden, als das erste Protoplasma sich bildete. KORSCHELT sieht die Regeneration wegen ihrer weiten Verbreitung als Fundamentalerscheinung an, wobei es ihm allerdings wahrscheinlich ist, daß in manchen Entwicklungsreihen sekundär eine Verstärkung erfolgte. Wie sind im Organismus die Qualitäten entstanden, welche nach ROUX auf Einwirkung funktioneller Reize das Zweckmäßige in höchster Vollkommenheit direkt ausgestalten? Kann Selektion in einer wie auch immer beschaffenen Form ausschlaggebend gewesen sein? Die Entscheidung dieser Fragen wird noch lange ausstehen.

Zweckmäßiges Reagieren erfolgt von seiten der Lebewesen häufig, nicht immer; auf eine immanente Zweckmäßigkeit ist also nicht mit Sicherheit zu schließen. Man könnte sich wohl vorstellen, daß Regeneration durch ein zwecktätiges Agens hervorgerufen wird, bei Superregeneration ist dies jedoch nach ROUX nicht der Fall, oder zum mindesten ist, wie ich hinzufügen möchte, der Schluß, daß solche am Werke, nicht zwingend. Geht die Regenerationsfähigkeit nicht über das rein Erhaltungsnotwendige hinaus, wenn ein Organ, das so gut wie nie verletzt wird, regeneriert? Genügt da die Erklärung, durch zufällige Variation und Selektion seien Arten entstanden, die durch Regenerationsfähigkeit des gesamten Körpers ausgezeichnet waren. Ist hier ein allgemeines Regenerationsvermögen korrelativ mit der Regenerationsfähigkeit der verletzten Teile erzüchtet worden?

Bei manchen Organen kann man durchaus den Eindruck gewinnen, als gingen sie hinsichtlich ihres Ausbildungsgrades über das rein Erhaltungsnotwendige weit hinaus. Dies gilt z. B. für jene Insektenaugen, welche zum Superpositionssehen geeignet sind. Eine Erhaltungsfähigkeit des Individuums hätte, wie man meinen sollte, auch auf eine einfachere Weise erzielt werden können.

Es liegt in der Natur des Menschen, an alle Dinge mit einer Wertung heranzutreten, und so nennt er denn gern den einen Organismus vollkommener als den anderen oder vergleicht zum

mindesten ihre Organe in entsprechender Weise. Vollkommenheit ist nicht gleich Zweckmäßigkeit oder Erhaltungsfähigkeit, denn dann müßte den Bakterien zufolge ihrer Verbreitungsfähigkeit und Individuenzahl die Krone zugesprochen werden. Der Begriff der Vollkommenheit ist ein subjektiver. Nach morphologischen und physiologischen Gesichtspunkten wird vom Beurteiler mehr oder weniger unbewußt ein idealer Typ aufgestellt, wobei Erhaltungs- und Leistungsfähigkeit, Kompliziertheit der Organisation und Grad der Zentralisation mitspricht (vergl. hierzu auch FRANZ). Dann kann hineinspielen, wie weit das zu beurteilende Geschöpf etwa in seinen Funktionen dem Menschen angenähert ist. Je nach Bevorzugung des einen oder anderen Gesichtspunktes wird die Entscheidung getroffen. Aber wie weit divergieren nicht allein schon im täglichen Leben die Anschauungen über das Vollkommene!

Wenn schon die Auffassung über den Begriff des Vollkommenen schwankt, dann wird sich betreff desjenigen des Fortschritts auch wohl nicht eine einheitliche Auffassung erzielen lassen. Kaum jemand wagt am Fortschritt zu zweifeln. Jeder ist es innegeworden, wie von frühester Jugend auf seine Kräfte und Fähigkeiten wuchsen; aus der Geschichte der Menschheit glaubt man trotz zahlreicher Schwankungen eine Aufwärtsbewegung ablesen zu sollen (vergl. SCHAXEL 1919). Fortschritt ist nach dem heutigen Sprachgebrauch nicht nur eine Weiter-, sondern auch eine Höherentwicklung, setzt also ein Oben und Unten voraus. Fortschritt, wie er hier aufgefaßt wird, ist jedoch nichts Absolutes, sondern stets nur etwas Relatives und in bezug auf eine bestimmte Richtung gemeint, also z. B. hinsichtlich der Vermehrung der Leistung des einen oder anderen Organs. Fortschritt ist — um streng im Sprachbilde zu bleiben — Rückschritt in anderer Richtung. Man darf also nur so lange von einem Fortschritt reden, als die Bedingungen anhalten, unter denen die Abänderung eines Organs sich als nützlich erweist. Was zunächst ein Vorteil war, kann aber später unter anderen Bedingungen als nicht wieder gut zu machender Fehler erscheinen.

Anpassungs- und Organisationsvollkommenheit sind zwei ganz verschiedene Dinge. DARWIN hat hierin nicht scharf unterschieden; die Nützlichkeit eines Organs richtet sich jedoch nicht nach seiner Organisationshöhe, sondern nach seiner Anpassung. Nicht nach der letzteren wird in der Systematik klassifiziert, sondern nach der ersteren. Wir sahen schon, daß

die höheren Tiere nicht besser an ihre Lebensbedingungen angepaßt sind als die niederen an die ihrigen. Der Gang der Phylogenese deckt sich nicht etwa mit der Verbesserung der Anpassungen; daß die höher organisierten Formen später auftraten als die niederen, dürfen wir aus der Paläontologie schließen.

Jeder Organismus muß erhaltungsmäßig aufgebaut sein, sonst könnte er nicht existieren. Seine Dauerfähigkeit nennen wir Anpassung und Zweckmäßigkeit. Wodurch erfolgte in der Phylogenese eine Komplizierung der Organisation und eine fortschreitende Zentralisierung, wenn schon Bakterien und Amöben erhaltungsmäßig sind? Übrigens wäre die Annahme verfehlt, wie ich hier anmerken möchte, daß die letzteren weniger „differenziert" sind als z. B. die Säugetiere. Von geringerer Differenzierung zu sprechen hat einen Sinn bei embryonalem Gewebe im Vergleich mit fertigem, da aus ersterem noch alles oder vieles werden kann. Würde es aber wohl gelingen, eine Amöbe in eine Muskelzelle, eine Bindegewebszelle usw. zu verwandeln?

Neben Formen mit sehr komplizierten und spezialisierten Organen leben Verwandte ohne diese. Kann Selektion bei der Steigerung der Organisation ausschlaggebend mitgewirkt haben? NÄGELI nimmt an, die Höhe der Organisation werde durch den Vervollkommungstrieb bestimmt; wenn Nützlichkeit vorhanden, hat die Selektion keinen Angriffspunkt mehr; später sprach dieser Autor von einem Gesetz der Progression. Nur die Anpassungen sind danach direkt oder indirekt durch äußere Einflüsse entstanden. Der jetzige Zustand wäre auch ohne Selektion erreicht, nur daß alle Zwischenformen ebenfalls lebten; damit wären also die Lücken im System durch Selektion entstanden. EIMER schreibt der lebenden Substanz das Vermögen zu, in der einmal eingeschlagenen Entwicklungsrichtung zu beharren; es ist klar, daß orthogenetische Mutationen eine raschere Fortentwicklung bringen müssen als bald in dieser, bald in jener Richtung erfolgende Abänderungen der Reaktionsnorm mit nachträglicher Selektion.

Kann uns als Erklärung für die phylogenetische Entstehung auch der kompliziertesten Organe die Theorie genügen, daß dieselben das Resultat rein chemisch-physikalischer Vorgänge sind? Wir müßten dann annehmen, daß die an sich schon sehr komplizierten Verbindungen, welche den Körper der Organismen und seine Teile aufbauen, durch Einfügung neuer chemischer Körper immer komplizierter wurden; nur diejenigen, welche sich als er-

haltungsfähig erwiesen, konnten dabei von Dauer sein. Selbst wenn wir uns einstmals zur Bejahung dieser Frage berechtigt sehen würden, bleibt im Hintergrunde immer noch das größte aller Probleme: wie kommt es, daß die Elemente überhaupt das Vermögen besitzen, sich zu so komplizierten Verbindungen zusammenzufügen, daß sich an ihnen Vorgänge abspielen können, welche den Inhalt des Lebensgeschehens ausmachen und welche sogar von Bewußtseinserscheinungen begleitet sind?

IV. Reine Phänovariationen

Der Unterschied zwischen Modifikationen und Mutationen ist der, daß die Reaktionsnorm bei der ersten Form der Variation die gleiche bleibt, während sie sich bei der letzteren ändert. Diese klare Scheidung wurde erst in neuerer Zeit durchgeführt; ältere Forscher lassen sie weniger hervortreten. Ob sie schon von Darwin gemacht wird, ist unsicher, was daraus erhellt, daß auf der einen Seite Plate dafür eintritt, Darwin habe bereits den Unterschied erkannt, während andere Autoren dies leugnen. Nach Plate bezeichnet Darwin als Fluktuationen diejenigen Variationen, welche de Vries und Baur mit dem Namen der Mutationen belegen. Zu Unrecht würde danach de Vries die Modifikationen (Baur) oder Somationen (Plate) Fluktuationen nennen. Verschiedenheiten in einem gegebenen Material entstehen entweder vor unseren Augen zum ersten Male, oder sie sind bereits von Anfang an vorhanden. Beiderlei Arten von Vorkommnissen nennen wir Variation.

Johannsen unterscheidet 1. reine Phänovariationen, welche auf Grund von Milieuverschiebungen ohne Änderung des Genotypus entstehen, 2. Genophänovariationen, bei denen eine Verschiedenheit des Phänotypus auf eine Abänderung des Genotypus zurückzuführen ist, und 3. reine Genovariationen, bei welchen der Genotypus abgeändert, der Phänotypus dagegen der alte ist. Oft wird eine Variation auf einer genotypischen und einer Milieuveränderung gleichzeitig beruhen. Bei tiergeographischen und paläontologischen Untersuchungen blieb es bisher stets unerörtert, ob bei irgendwelcher Abweichung eine reine Phänovariation oder eine Genophänovariation vorliegt, was in der Natur der Sache liegt, da nachträglich eine Entscheidung ohne die Möglichkeit einer züchterischen Analyse kaum zu treffen. Es wäre jedoch von

größter Wichtigkeit, auch hier die genannten Distinktionen einzuführen. Eine Lokalrasse oder bei Haustieren eine Rasse oder ein Schlag kann sein entweder eine reine Phänovariation (Modifikation, Standortsmodifikation, geographische Varietät) oder eine Genophänovariation (Elementarart, eventuell eine Mutation). Nach KRONACHER sind reine Phänovariationen die Bestände des Simmentaler Fleckviehs in seinen verschiedenen Hauptzuchtgebieten, eine Mutation ist die hornlose Heidschnucke. Verschiedenheiten des Genotypus und der Lebenslage spielen zusammen bei denjenigen Rassen, welche aus der Kreuzung Simmentaler × Lokalrassen hervorgehen. Es kann also eine Rassendifferenz milieu- oder genotypisch bedingt sein oder auf Unterschiede in Lebenslage und Genotypus gleichzeitig zurückgehen.

WOLTERECK trennt exogene (milieubedingte) und endogene Phänovariationen. Die letzteren werden bestimmt durch das Alter oder, z. B. bei *Daphnia*, durch die Generation (vom Dauerei gerechnet). Periodische Variation von einer Generation zur anderen gehört zur Reaktionsnorm einer Rasse. Bei *Daphnia cucullata* ist die erste Generation helmlos, die mittleren Generationen besitzen einen hohen Helm, die späteren einen niedrigeren. Aber nicht allein von inneren, sondern auch von äußeren Faktoren ist der Ausbildungsgrad des Helmes abhängig. Die Helmpotenz mag noch so stark sein, falls die Lebenslage ungünstig ist, kann sich kein hoher Helm bilden. Andererseits vermag auch das günstigste Milieu keinen Helm hervorzubringen, wenn die Potenz zur Bildung eines solchen ruht oder nicht vorhanden ist. Die Helmhöhe ist der sichtbare Ausdruck der Zahl von Zellteilungen, welche durch Enthemmung ausgelöst und durch frühere oder spätere Hemmung sistiert werden. Damit ist nach WOLTERECK Labilität eines Charakters die Verschiebungsfähigkeit des Endprozesses einer merkmalsbestimmenden Assimilationsreihe und Variation die Hemmungsverschiebung dieses Endprozesses.

Bei ein und derselben Art kann die Variabilität verschiedener Merkmale ganz verschieden sein; dies stellt WOLTERECK bei *Daphnia* für verschiedene Borstengruppen fest, wo er variable und konstante unterscheidet. Einerseits bestehen bei den verschiedenen Rassen Differenzen bezüglich der Sensibilität gegenüber dem Milieu; andererseits wechseln aber auch bei der gleichen Rasse sensible und nichtsensible Perioden, so daß bei hervortretenden phänotypischen Unterschieden stets von Fall zu Fall festgestellt

werden muß, ob solche rein phänotypischer oder genophänotypischer Natur vorliegen. Bei einem Merkmal wie der Pigmentierung, welche stark oder schwach ausgebildet sein kann oder eventuell auch fehlt, handelt es sich nach WOLTERECK darum, daß in einem Falle die Stoffumsatzkette bis zu ihrem sichtbaren Endresultat durchgeführt, im anderen Falle vor Auftreten dieses Endproduktes abgebrochen wurde. TOWER konnte sowohl durch Erwärmung wie durch Abkühlung der Käfer während der Puppenruhe den Grad ihrer Pigmentierung in der Weise verändern, daß bei mäßiger Abweichung der Temperatur von der Norm Melanisten, bei starker Abweichung dagegen Albinisten auftraten. TOWER nimmt an, daß die Enzyme, welche die definitive Färbung der Tiere veranlassen, in ihrem Wirken durch die Temperatur das eine Mal gefördert, das andre Mal gehemmt werden. Ob diese Beinflussung der Enzymtätigkeit durch die Temperatur „direkt“ erfolgt oder mehr „indirekt“ über den Stoffwechsel, wissen wir nicht.

Die züchterische Praxis hat ergeben, wie groß die Verschiedenheiten sind, welche bei Tieren der gleichen Rasse unter stark verschiedenen Bedingungen entstehen können; schon die Ernährung spielt eine sehr bedeutende Rolle. Die Variationsbreite der morphologischen wie der physiologischen Rasseeigentümlichkeiten ist durch die Reaktionsnorm festgelegt; die Lebenslage entscheidet im einzelnen Falle über den Ausbildungsgrad derselben. Züchtung heißt nicht allein Auswahl der Geeignetsten und Zulassung derselben zur Fortpflanzung, sondern auch Versetzung der Rasse unter Bedingungen, welche dieselbe zu Modifikationen in einer gewünschten Richtung anregen. Der Züchter betätigt also einerseits Selektion, andererseits „direkte Bewirkung“.

Nach DE VRIES entscheiden äußere Einflüsse, insbesondere die Ernährung, darüber, ob bei einer Zwischenrasse ein bestimmter Charakter auftritt oder nicht. Eines der bekanntesten Beispiele für „beständig umschlagende Sippen“ (ever sporting varieties) ist die Art *Dipsacus silvestris*, deren Angehörige zwischen zwangsgedrehtem und normalem Wuchs umschlagen. Hier sollen alle besonders gut ernährten Pflanzen zwangsgedrehte Stengel besitzen. Das Hauptmerkmal aller Zwischenrassen ist, daß sie auch bei Selbstbefruchtung nie völlig rein züchten, selbst nicht bei Selektion durch viele Generationen; zu ihnen gehören viele Rassen, die durch das Auftreten von Monstrositäten ausgezeichnet sind. Strittig ist es, welches die Ursachen der Schwankungen in

der Zahl der „Erben" sind. DE VRIES ist der Ansicht, je kräftiger die betreffende Rasse genährt werde, desto mehr sei sie zur Ausbildung von Anomalien geneigt. Es muß jedoch von vornherein die Fähigkeit zur Ausbildung einer Monstrosität genotypisch vorliegen; denn auch die günstigste Lebenslage kann nicht etwas hervorbringen, was nicht in der Potenz vorhanden ist. Eine üppige Ernährung wirkt auf das Auftreten der Mißbildung nur als auslösender Faktor (GOEBEL). Andere Autoren vertreten die Auffassung, daß eine schlechte Lebenslage bei Zwischenrassen die Zahl der Abnormitäten erhöhe (VÖCHTING). Es scheint, als ob in diesem Punkte artliche Verschiedenheiten bestehen. KLEBS spricht sich dahin aus, daß die Variabilität weniger von günstigen und ungünstigen als von gleichmäßigen und ungleichmäßigen äußeren Bedingungen abhängt.

Bemerkenswert ist die Periodizität, welcher manche Pflanzen während ihres individuellen Lebens bezüglich der Ausbildung von Anomalien unterworfen sind. Hier sei an den von HEINRICHER mitgeteilten Fall erinnert. Er fand mehrere Exemplare von *Iris*, bei welchen eine Anzahl Blüten die für die theoretischen Ahnen der Irideen geforderte Form aufwies. Durch Selektion ließ sich der Atavismus bei den Nachkommen nicht fixieren. Während der Blüteperiode konnte ein Anschwellen und Nachlassen der Prozentzahl atavistischer Blüten bei jeder einzelnen Pflanze festgestellt werden; anfangs erschien der Atavismus nur angedeutet, normale Blüten waren reichlich vorhanden; in der Mitte der Blütezeit überwog die Zahl atavistischer Blüten; gegen Ende derselben traten die letzteren wieder in den Hintergrund. HEINRICHER erklärt diese Periodizität damit, daß die atavistischen Blüten zu ihrer Ausbildung mehr Nahrung brauchen als normale, da sie durch einen inneren Staubblattkreis und unter Umständen durch Bartbildung ausgezeichnet sind. Im Frühjahr und Herbst arbeitet die Pflanze in bezug auf ihren Stoffwechsel träger als im Sommer, weshalb die Plusvariationen der Blüten hauptsächlich im letzteren ausgebildet würden. Eine ähnliche Deutungsweise liegt für eine ganze Reihe periodisch auftretender Anomalien bei Pflanzen vor. LEHMANN ist allerdings der Ansicht, daß die Zahl der Anomalien nicht einfach der Ausdruck einer stärkeren oder schwächeren Ernährung ist, sondern daß auch irgendwelche inneren Faktoren mitsprechen.

Bei der Untersuchung der Vererbung von Abnormitäten bei *Cyclops* (ALVERDES 1920b) zeigte ich, daß es komplizierte innere

Faktoren sind, die darüber entscheiden, ob eine Abnormität ausgebildet wird. Ein Fingerzeig in dieser Richtung konnte in der Tatsache gesehen werden, daß die mit einer bestimmten Abnormität (einer überzähligen Borste, einer Plusvariation) ausgestatteten Individuen sich immer unter den sich am raschesten entwickelnden Tieren einer Zucht befanden. Diese Tatsache findet eine auffallende Parallele in der Angabe von de Vries, daß die „Anfangsernte“ bei Zwischenrassen stets die höchste Zahl der Anomalien liefere. Allerdings spielt bei *Cyclops* die Ernährung nicht die ihr von de Vries bei jenen Vorkommnissen an Pflanzen zugeschriebene Rolle; denn ich hielt alle Angehörigen einer Geschwisterschaft stets im gleichen Gefäß. Unverkennbar ist also die Bildung überzähliger Borsten abhängig von denjenigen inneren Faktoren, die dem Individuum eine rasche Erledigung seines Entwicklungsganges ermöglichen. Ein solcher Zusammenhang besteht nicht für alle Anomalien, was daraus hervorgeht, daß solche anderer Natur sich nicht auf diejenigen Individuen beschränken, die sich durch eine bestimmte Geschwindigkeit des Entwicklungsverlaufes auszeichneten: nicht nur Minus-, sondern auch Plusvariationen waren bei den sich am langsamsten entwickelnden Individuen vorhanden, mithin ist nicht das Auftreten einer jeden Plusvariation an rasche ontogenetische Entwicklung gebunden, sondern nur das einer überzähligen Borste.

Zwischen der Faktorenkonstellation einer Reaktion und dem Ergebnis derselben besteht ein Zwangsverhältnis; bei einem bestimmten Bedingungskomplex kann stets nur ein ganz bestimmtes Resultat hervortreten. Dies gilt für die unbelebte wie die belebte Natur und hier auch für alle drei Formen der Variation: für Modifikationen, Mutationen und Kombinationen. Ist die genotypische Beschaffenheit einer gegebenen Population einheitlich, so müssen bei einer Milieuänderung im ganzen Gebietsbereich, in welchem dieselbe wirksam wird, die Vertreter eines Typus im gleichen Sinne antworten und die gleiche Modifikation hervorbringen. Man spricht in solchem Falle von Gruppenvariabilität, kollektiver Variabilität (Johannsen) oder place variation. Unter der letzteren versteht Tower die Erscheinung, daß der Phänotypus einer Population am gleichen Standort von einer Generation zur anderen, von einer Jahreszeit zur anderen und von Jahr zu Jahr verschieden ausfällt. Als „geographische Variation“ faßt er die Unterschiede zusammen, welche zur

gleichen Art gehörige Populationen an verschiedenen Örtlichkeiten aufweisen. Es soll sich nach TOWER hier stets nur um Variationen rein somatischer, nicht um solche germinaler Art handeln. Um dies zu erweisen, brachte TOWER aus verschiedenen Teilen Amerikas Individuen der Art *Leptinotarsa decemlineata* nach Chicago, welche die für die betreffenden Standorte charakteristischen Variationsreihen zeigten. In Chicago vermehrt, wiesen sie in den folgenden Generationen das für die dortige Gegend typische Aussehen auf. Wurden die Nachkommen dagegen während der Entwicklung im Laboratorium hinsichtlich Temperatur und Feuchtigkeit künstlich unter diejenigen Bedingungen versetzt, wie sie in den verschiedenen Ursprungsländern der Zuchten herrschen, so erschienen die gleichen Phänotypen wie dort. Wurden Tiere aus der Chicagoer Gegend während ihrer Entwicklung im Laboratorium unter Bedingungen gebracht, die denjenigen in anderen Landesteilen glichen, so konnten die in letzteren heimischen Lokalrassen erzielt werden. Die Art *Leptinotarsa decemlineata* ist demnach verhältnismäßig leicht zu modifizieren; ihre genotypische Beschaffenheit ist in allen Teilen Nordamerikas trotz der großen klimatischen Verschiedenheiten durch viele Generationen die gleiche geblieben. Nach den Berechnungen TOWERS ist der Käfer in den Südweststaaten seit einigen hundert, bei Chicago seit etwa 80 Generationen ansässig; während dieser Zeit haben sich noch keine Unterschiede im Genotypus herausgebildet. Im Experiment wurden die gleichen Färbungen gefunden wie bei der geographischen Variation und der place variation. Arten, die sich im Experiment als nicht modifizierbar erwiesen, sind auch in der Natur nicht variabel. So ist *Leptinotarsa signaticollis* der Variabilität kaum zugänglich.

STANDFUSS konnte durch abnormen Temperatureinfluß auf die Puppe bei manchen Schmetterlingsarten den Sexualdimorphismus bis zu einem Minimum reduzieren oder aufheben. Durch die gleiche Milieuänderung wurden verschiedene Arten einander angenähert. Derselbe Forscher brachte bei Arten mit Saisondimorphismus den Falter der wärmeren Jahreszeit in der Gestalt der Kälteform zum Ausschlüpfen; zum Teil gelang auch der umgekehrte Versuch, daß nämlich ein Tier, welches als Kälteform hätte ausschlüpfen sollen, als Wärmefalter erschien. Er konnte die Lokalrassen mancher Arten, welche sich durch Färbung und Gestalt der Flügel voneinander unterscheiden, durch das Experiment ineinander überführen. Solche Lokalrassen sind also reine Phäno-

variationen. Im Zweifel kann man sein, wie es sich mit denjenigen Arten verhält, bei denen eine solche Überführung nicht vollständig gelang.

Zwei Möglichkeiten muß man dabei ins Auge fassen: entweder sind die betreffenden Arten genotypisch einheitlich, dann ist die nicht völlige Übereinstimmung auf irgendwelche Fehler in der Versuchsanordnung zurückzuführen. So macht TOWER darauf aufmerksam, daß in den Experimenten von STANDFUSS und FISCHER wohl die Temperatur, nicht aber die Feuchtigkeit Berücksichtigung fand, und gerade die letztere ist, wenigstens bei *Leptinotarsa*, von größter Bedeutung. Oder aber es sind, wenn auch geringfügige, Verschiedenheiten der Reaktionsnorm zwischen den Lokalrassen vorhanden; dann ist ein verschiedenes Reagieren auf das gleiche Milieu nichts Erstaunliches. Daß eine genotypische Verschiedenheit vorliegt, ist in solchen Fällen wahrscheinlich, wo sich Lokalrassen als sehr fest erwiesen und erst durch abnorm starken Temperatureinfluß ineinander umgewandelt werden konnten. So wird *Papilio machaon*, dessen Puppe in der Schweiz im Juli von einer Durchschnittstemperatur von + 18,4° C getroffen wird, nicht schon durch + 24,5° (der durchschnittlichen Julitemperatur in Jerusalem) in die palästinensische Lokalform verwandelt, sondern erst durch + 37 und 38°. Mit absoluter Sicherheit auf eine genotypische Verschiedenheit zu schließen, geht jedoch aus dem Grunde nicht an, daß nur die Temperatur beachtet wurde; aber auch hinsichtlich dieser ist meines Erachtens zu schematisch vorgegangen worden, da nur die Durchschnittswerte, aber nicht Maximum und Minimum gemessen wurden.

JOHANNSEN gibt an, selbst wenn man sich bemühe, bei einem Versuche mit genotypisch reinem Material die Lebenslage so einheitlich wie möglich zu gestalten, daß dann doch immer noch größere oder kleinere zufällige Beeinflussungen stattfänden, welche das Produkt der Züchtung in gewissen Grenzen variieren lassen. So entstehen auch im günstigsten Falle mehr oder weniger ausgedehnte Variationskurven. Von einem Fall, wo äußere Einflüsse das Zahlenergebnis einer Mendelspaltung störten, berichtet JOHANNSEN. Bei einer Kreuzung grüne × gelbe Erbsen traten unklare Zahlen auf, weil das Grün nicht selten in der Sonne bleichte. Es wäre falsch, das Bleichen für eine „nichterbliche Eigenschaft" zu erklären; denn die Potenz zum Bleichen vererbt sich durchaus; dabei ist diese Reaktionsweise natürlich ganz ver-

schieden von derjenigen anderer Samen, welche von vornherein gelb erscheinen. Die Schwankungsbreite der Eigenschaften ist genotypisch festgelegt; die jeweilige Lebenslage (in diesem Falle eine verschiedene Belichtung) entscheidet, welche Modifikation auftritt.

Ebenso liegen die Dinge in einem anderen Falle; LOCK (zitiert nach PLATE) erhielt bei der Kreuzung blauer × weißer Mais in F_2 zu viel weiße Nachkommen, weil manche Heterozygoten infolge äußerer Einflüsse weiß werden. Es wäre denkbar, daß der Unterschied zwischen den blauen und weißen Heterozygoten physiologisch-chemisch nur geringfügig ist, daß derselbe aber für uns Menschen, deren Hauptsinnesorgan das Auge ist, infolge der optischen Eigenschaften der beteiligten Stoffe bedeutend erscheint. Zwischen den beiden Arten des Weiß könnte jedoch eine nicht unerhebliche Differenz bestehen, welche wir mit dem Auge nicht wahrzunehmen imstande sind.

Es ist darüber diskutiert worden, ob es „erbliche Modifikationen“ gibt. Eine Modifikation erweist sich solange als erblich, als die adäquate Lebenslage vorhanden ist. Veränderungen des elterlichen Somas müssen durchaus nicht die Reaktionsnorm der Nachkommen verschieben. TOWER konnte in seinen Versuchen die Einwirkung auf das Soma von derjenigen auf die Geschlechtszellen trennen, da für letztere bei *Leptinotarsa* die sensible Periode zu einer ganz anderen Zeit liegt als für ersteres. Vollzieht sich bei diesen Tieren Wachstum und Reife der Keimzellen jedesmal unter normalen Bedingungen, so zeigt die Nachkommenschaft keine Veränderung, auch wenn das Soma mehrere Generationen hindurch modifiziert wurde. Aus dem Vorhandensein einer sensiblen Periode ergibt sich, daß nur, solange sie währt, dauernde Abänderungen möglich sind. Ob dagegen zu anderen Zeiten vorübergehende Veränderungen erfolgen können, wissen wir nicht. Die allmähliche Überführung einer Modifikation in eine Änderung der Reaktionsnorm, wie sie z. B. auch WOLTERECK anfangs für *Daphnia* annahm, konnte bisher in keinem Falle bewiesen werden. Nach unseren heutigen Anschauungen haben also Modifikationen keine Bedeutung für die Evolution.

DÜRKEN unterscheidet zweierlei Veränderungen des Somas. Die erste Kategorie bilden die Gesamtveränderungen im Chemismus des Tieres, welche parallel mit denen der Außenfaktoren sich vollziehen; hört die Einwirkung eines bestimmten Milieus auf,

so wird eine früher vollzogene Reaktion wieder beseitigt. Eine zweite Kategorie setzt sich aus den spezifischen Veränderungen zusammen; eine hierher gehörige Reaktion, wie z. B. die Pigmentierung, ist, wenn sie einmal abgelaufen, nicht mehr rückgängig zu machen. Auf die Keimzellen wirken nur die Gesamtveränderungen, nicht die spezifischen; und daß die ersteren rasch abklingen, geht daraus hervor, daß ein *Leptinotarsa*-♀, welches unter dem Einfluß einer veränderten Lebenslage mutierte Eier produzierte, nach Aufhören der Milieuänderung wieder normalen Nachkommen das Leben schenkt.

Auch Dürken stellt sich also vor, daß die äußeren Faktoren nicht „direkt" die Keimzellen treffen, sondern meist „indirekt" auf dem Umwege über den Stoffwechsel. Er nennt hologene Induktion diejenige Art der Beeinflussung, welche, wie hier bei *Leptinotarsa*, von dem Individuum als Ganzem ausgehend den Keim beeinflußt. Demgegenüber wäre eine merogene Induktion eine solche, bei der Reize nur von einem Teil des Somas entspringen und den Keim in gleichem Sinne wie das Elternindividuum abändern. Dürken meint, eine merogene somatische Induktion könne nach unseren heutigen Anschauungen wohl meist nur den Weg über die hologene nehmen, indem der abgeänderte Somabezirk zunächst den Gesamtzustand des Körpers und so erst indirekt auch die entsprechenden Teile der Nachkommen verändere.

In der Beweisführung derjenigen Autoren, welche für eine „Vererbung erworbener Eigenschaften" eintreten, spielt immer der Gedankengang eine Rolle, daß Veränderungen eines Somateils in ihrer Wirkung nie auf den betreffenden Bezirk beschränkt bleiben können, sondern daß durch sie stets der gesamte Körper und also auch die sehr empfindliche Gonade irgendwie beeinflußt werden muß. Gegen derartige Ausführungen ist solange nichts zu erinnern, als dabei nicht angenommen wird, die Veränderungen von Soma und Keim würden sich meist im gleichen Sinne vollziehen. Daß eine solche Annahme unberechtigt ist, hat Haecker gezeigt. Eine innige Wechselwirkung zwischen Soma und Keim ist zweifellos; welchen Weg die dabei anzunehmende Reizleitung wählt, liegt für uns größtenteils noch im völligen Dunkel; vielleicht hängt hier alles von spezifischen Hormonen ab.

Der Streit um die „Vererbung erworbener Eigenschaften" ist ein Beispiel dafür, wie in der Wissenschaft eine unglückliche Fragestellung jahrzehntelang eine klare Beantwortung hintanhalten

kann. Manche Autoren haben den Ausdruck von der Vererbung erworbener Eigenschaften durch einen anderen ersetzt; so spricht SCHAXEL (1913, 1916) von der „Erwerbung vererbbarer Eigenschaften“, O. HERTWIG von der „Vererbung erworbener Anlagen“. Ich habe in einer früheren Veröffentlichung (ALVERDES 1921b) ausgeführt, daß die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften abzulösen sei durch eine ganz andere: „Durch welche äußeren Faktoren kann die Reaktionsnorm einer Art verändert werden?“ Inwieweit eine ganz neue „Anlage“ erworben werden kann und inwieweit der vorhandene Anlagenkomplex jedesmal nur in sich verändert wird, wissen wir nicht. Der Begriff der „Anlage“ ist eine ebenso willkürliche Abgrenzung, wie der der „Eigenschaft“, entsprungen aus der Notwendigkeit, zum Zwecke der Unterscheidung Bezeichnungen einzuführen.

Für den Züchter ist eine Erscheinung von größter Bedeutung, welche BAUR als Nachwirkung bezeichnet. Nicht bei allen Objekten ist eine solche nachzuweisen. TOWER stellte fest, daß bei *Leptinotarsa decemlineata* künstlich erzeugte oder in der Natur aufgefundene Modifikationen in der folgenden Generation verschwanden, wenn der betreffende Reiz nicht mehr wirksam war. NÄGELI fand, daß manche Pflanzen, die seit der Eiszeit im Hochgebirge sich befinden, die entsprechenden Charaktere bereits im ersten Sommer verlieren, wenn sie in die Ebene überführt werden.

In anderen Fällen bringt es die Nachwirkung dagegen mit sich, daß Charaktere nicht sofort auftreten oder verschwinden, sondern daß dieser Vorgang sich nur schrittweise im Laufe mehrerer Generationen vollzieht. So erwirbt nach v. WETTSTEIN der Lein in den Alpen allmählich die Fähigkeit, sich in kürzerer Zeit zu entwickeln als in der Ebene, und behält diese Fähigkeit nach Rückversetzung der folgenden Generationen in die Ebene eine Zeitlang bei. Nach dem gleichen Autor nähern sich wertvolle Sorten vom Weizen, in ein anderes Land eingeführt, hier im Laufe weniger Generationen ohne künstliche Zuchtwahl unaufhaltsam an die heimischen Sorten an. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß infolge der Nachwirkung die kaltblütigen, schweren europäischen Pferde zur Umwandlung in leichte im trockenen Wüstenklima Nordafrikas mehrere Generationen brauchen.

Nach KRONACHER geht bei schlechter Ernährung manches Merkmal, wie z. B. die Frühreife (worunter ein beschleunigtes, frühzeitig abgeschlossenes Wachstum und die Fähigkeit zu inten-

siver Ausnützung konzentrierten Futters zu verstehen ist) oft für mehrere Generationen verloren. Eine solche Nachwirkung ist naturgemäß für die Züchtung domestizierter Rassen von hervorragender Wichtigkeit. Nur durch sie ist die oft außerordentliche Steigerung der Kunstrassen möglich. Ohne Selektion, nur mit Hilfe der Nachwirkung kann sich die Hebung einer Rasse vollziehen, wie dies nach KRONACHER z. B. für die Gerste festgestellt wurde. Daß die kleinsten Samen einer Mutterpflanze kleinere Pflanzen ergeben als die großen Samen, ist auf verschiedene Ernährung und nicht auf eine besondere Form der Vererbung zurückzuführen (JOHANNSEN).

Nach den neueren Anschauungen mendeln die physiologischen Rasseeigenschaften ebenfalls, wenn auch in sehr komplizierter Weise, da sie vielfach durch polymere Faktoren bedingt werden (KRONACHER). Außerdem aber ist ihr Ausbildungsgrad stark abhängig von der Lebenslage, da sie höchst modifizierbar sind. Die Leistungsfähigkeit des Individuums hängt nicht nur ab von den Einflüssen, welche dieses selbst trafen (z. B. die Ernährung während des Embryonallebens, Aufzucht, Haltung, Fütterung, Übung und Nutzung), sondern auch von denjenigen, welche sich bei den Vorfahren Geltung verschafften. Früher, im Banne der „Konstanzlehre“, nahm man an, daß die Eigenschaften bei einer bestimmten Rasse in allen Lebenslagen konstant bleiben und daß man aus dem Vorhandensein des einen Merkmals stets auf das andere schließen dürfe. Durch Erfahrungen höchst unangenehmer Natur ist man jedoch von dieser Anschauung zurückgekommen. Denn wenn bei dem Milieu 1 der für uns gleichgültige morphologische Charakter a und die Nutzungseigenschaft b sich in gleicher Weise voll entwickeln, so ist damit noch nicht gesagt, daß dies auch im Milieu 2 der Fall sein muß. Vielleicht wirkt das letztere gerade der Ausbildung von b entgegen, so daß wir in diesem Falle a allein auftreten sehen.

Gelegentlich wird wohl von einem gleichzeitigen Einfluß der Parallelinduktion (der Simultanreize PLATEs) und der Nachwirkung gesprochen. Es fragt sich, inwieweit man diese Erscheinungen zu trennen vermag; denn wir sahen schon, daß eine Parallelinduktion Soma und Gonade wahrscheinlich nicht direkt und getrennt trifft, sondern daß beide mehr oder minder indirekt durch Vermittlung des Stoffwechsels beeinflußt werden. Dann aber ist Parallelinduktion und Nachwirkung oft identisch.

Mit WOLTERECK bezeichnen wir als Induktion diejenigen Vorgänge, die sich auf Einfluß äußerer Bedingungen am betroffenen Individuum selbst vollziehen, als Präinduktion dagegen diejenigen, welche die im Körperinneren gelegenen Keimzellen berühren. Induktion und Präinduktion sind zwei voneinander unabhängige Reaktionen; sie gehören mit zur Reaktionsnorm; man kann sie nicht als beginnende Artbildung auffassen. Beide Vorgänge lassen sich bei *Daphnia* durch Steigerung wie Herabsetzung der dargebotenen Milieubedingungen hervorrufen; die Nachwirkung günstiger wie ungünstiger Lebenslage ist oft durch mehrere Generationen zu verfolgen.

Angesichts einer Nachwirkung hat man nicht selten von einer „Vererbung erworbener Eigenschaften" und von einer „erblichen Anpassung" gesprochen. Beide Bezeichnungen sind hier abzulehnen. BORDAGE (zitiert nach GOLDSCHMIDT) berichtet, daß der Pfirsichbaum, auf Réunion seit 150 Jahren eingeführt, seine Blätter nicht mehr abwirft. Nach Europa zurückverpflanzt, behält er diese Eigentümlichkeit bei. Hierzu möchte ich bemerken, daß die nach Europa gebrachten Exemplare zweifellos im Warmhaus gehalten wurden, also in einem dem tropischen sehr ähnlichen Milieu. Daß unter diesen Umständen die gleiche Modifikation ausgebildet wird wie auf Réunion, ist nicht weiter verwunderlich. Unmittelbar ins Freie gepflanzt, würden die immergrün gewordenen Bäume sicherlich im Winter erfrieren; es müßte aber gelingen, sie bei Anwendung der nötigen Kautelen schrittweise wieder an das Abwerfen der Blätter zu gewöhnen. Nur allmählich könnte diese Rückgewöhnung wegen der langsam abklingenden Nachwirkung der tropischen Einflüsse geschehen. Es besteht kein Anzeichen, daß eine solche erneute Umstellung nicht möglich wäre, daß sich also durch den Aufenthalt in den Tropen die Reaktionsnorm der Pfirsichbäume verändert hätte. Von einer „Vererbung erworbener Eigenschaften" zu sprechen ist deshalb nicht angängig, weil die ganze Reaktionsnorm, aber nicht einzelne Eigenschaften (Reaktionsprodukte) vererbt werden; denn bei gleichen äußeren und inneren Faktoren muß eine Reaktion stets im gleichen Sinne ablaufen; dabei können Faktoren, die bei der einen Generation wirksam waren, sich auch noch bei den kommenden Geschlechtern in Form einer Nachwirkung Geltung verschaffen. Eine „erbliche Anpassung" geschah nur insofern, als unter geeignetem Klima bei allen Generationen eine erhaltungsfördernde Modifikation ausgebildet wurde;

die Reaktionsnorm wurde dabei aber nicht verschoben, und hierauf allein kommt es an.

KLEBS konnte bei *Sempervivum* durch vorheriges Abschneiden der Blütenstände die Blüten in hoher Prozentzahl verändern; es traten Anomalien auf, die unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht vorkommen. Bei der folgenden Generation, welche völlig normal gehalten wurde, traten die gleichen Abänderungen des Blütenbaus auf. Ist hier etwa die Verschiebung der Variationsbreite erblich geworden? Die Frage umgeht den Kern der Sache. Die Reaktionsnorm ist sicherlich die gleiche geblieben. Dagegen waren jene durch die mechanischen Insulte hervorgerufenen Veränderungen, welche den Blütenbau der betroffenen Pflanzen beeinflußten, auch noch bei den Nachkommen wirksam. Wäre nicht nur eine Generation, sondern wären deren mehrere zur Untersuchung herangezogen worden, so hätte sich zweifellos ein allmähliches Abklingen der Nachwirkung konstatieren lassen.

Viel umstritten sind die Ergebnisse von KAMMERER an Feuersalamandern *(Salamandra maculosa)*. Junge, unregelmäßig gefleckte Tiere, auf gelbem Lehm gehalten, zeigten starke Vermehrung des gelben Pigments; bei solchen, die auf schwarzer Erde lebten, vermehrte sich das schwarze Pigment. Und zwar vergrößerten sich die gelben Flecke hauptsächlich auf Einwirkung des Untergrundes, während die Entstehung neuer Flecke von der Feuchtigkeit abhängig war. Beide Prozesse benötigten des Tageslichts und ließen sich durch Temperatur beschleunigen. Einfluß der Bodenfarbe machte sich nur bei ungeblendeten Tieren geltend, Feuchtigkeit dagegen wirkte bei allen Individuen. Eine derartige Behandlung zeigte ihre Wirkung auch noch bei den Nachkommen; KAMMERER spricht daher von einer Vererbung somatogener Veränderungen. Wurde die F_1-Generation denselben Bedingungen wie die Elterntiere unterworfen, so verstärkte sich die Abänderung der Färbung. In indifferentem oder entgegengesetztem Milieu trat ein allmähliches Abklingen der Wirkung auf.

Bei den neueren Versuchen nahm KAMMERER an seinem Material Kreuzungen und Ovarialtransplantationen vor. Hierzu fanden Verwendung: 1. die gewöhnliche gefleckte Form *typica*, 2. die natürliche Form *taeniata* (mit zwei gelben Längsstreifen), 3. eine doppelstreifige Kunstrasse, welche sich experimentell durch Aufzucht mehrerer Generationen auf gelbem Untergrunde erzielen läßt, 4. eine mittelstreifige Kunstrasse, die durch Züchtung

der Nachkommen von schwarz gewordenen Individuen auf gelbem Boden entsteht.

Bei den Kreuzungen mendelten nur die Bastarde zwischen *typica* und natürlichen *taeniata*. Die aus den Kreuzungen *typica* × Kunstrassen hervorgegangenen Bastarde zeigten keine Spaltung, sondern eine von Generation zu Generation erfolgende Annäherung an *typica*. Die Kreuzung der beiden Kunstrassen untereinander und diejenige von *taeniata* × mittelstreifige Kunstrasse ergab in F_1 reine *typica*; aus *taeniata* × doppelstreifige Kunstrasse resultierten reine *taeniata*.

Die Transplantationen ergaben, daß *typica* und *taeniata* als Tragammen nicht beeinflussen. Dies tut jedoch die doppelstreifige Kunstrasse. Eine Nachwirkung geht also nur von dieser, nicht von den Naturrassen aus. Mithin sind die natürliche Form *taeniata* und die doppelstreifige Kunstrasse zwar phänotypisch gleich, aber genotypisch verschieden. Daraus, daß bei den Kreuzungen immer wieder eine sofortige oder im Laufe der Generationen erfolgende Rückkehr zu den Naturrassen *typica* resp. *taeniata* erfolgte, ist zu schließen, daß bei den beiden Kunstrassen nicht der Genotypus verändert wurde, sondern daß sie als Modifikationen aufzufassen sind (JOLLOS). Es handelt sich bei der gegebenenfalls mehrere Generationen in Anspruch nehmenden Wiederherstellung des ursprünglichen Phänotypus um das Abklingen einer echten Nachwirkung. Eine solche von der durch KAMMERER konstatierten Dauer ist von höchster Bedeutung, zumal, da dieselbe sogar eingepflanzte fremde Ovarien berührt.

Mit der Aussage, es sei eine Vererbung somatogener Veränderungen erfolgt, charakterisieren wir die aufgezeigten Vorkommnisse ebenso wenig scharf wie mit dem Begriff der Vererbung erworbener Eigenschaften; denn die Hauptfrage, um die sich in diesem Falle alles dreht, ist die, ob die Reaktionsnorm dieselbe blieb oder sich veränderte. In gleicher Weise, wie die KAMMERERschen Salamanderversuche, müssen diejenigen an *Alytes* beurteilt werden. Auch hier handelt es sich um das Hervortreten einer typischen Nachwirkung, nachdem durch das Milieu schlummernde Potenzen geweckt waren. Auf eine Verschiebung der Reaktionsnorm kann man hier ebenfalls nicht ohne weiteres schließen. Wo diejenigen Faktoren, welche eine Nachwirkung hervorrufen, einen Angriffspunkt finden, ob etwa im Plasma der Keimzelle oder in deren Kern, darüber können wir heute noch nichts aussagen.

HERBST hat auf Grund von Untersuchungen über den physiologischen Farbenwechsel von Salamanderlarven die Grundlagen der KAMMERERschen Ergebnisse angegriffen; v. FRISCH wurde dagegen bei Nachprüfung der KAMMERERschen Versuche über die Wirkung von gelber und schwarzer Umgebung auf die Fleckenzeichnung metamorphosierter Feuersalamander im wesentlichen zu einer Bestätigung der KAMMERERschen Befunde geführt. Der Gegensatz zwischen den Resultaten KAMMERERS und HERBSTS soll sich nach ihm aus den abweichenden Versuchsbedingungen erklären.

Die Untersuchungen von DÜRKEN an den Puppen von *Pieris brassicae* haben bei diesen Fälle sehr ausgesprochener Nachwirkung kennen gelehrt. Dieser Forscher setzte die Puppen rotem oder orangefarbenem Lichte aus; dann zeigten die betreffenden Zuchten gegenüber den Kontrollen eine Verschiebung der Variabilität. Die so erzielte Veränderung der Puppenpigmente und der zugleich damit veränderte Chemismus tritt auch bei den Nachkommen zutage. Und zwar zeigt sich, wenn dieselben sich unter dem Einfluß der gleichen Versuchsbedingungen entwickeln, eine merkliche Steigerung der Wirkung. Wächst die zweite Generation unbeeinflußt auf, so kehrt die Beschaffenheit der Eltern in abgeschwächtem Grade wieder. DÜRKEN ist der Ansicht, daß durch das Experiment keine idioplasmatische Änderung erzielt wurde, sondern daß eine Übertragung des elterlichen Chemismus erfolgte.

JOLLOS hat die bei Einzelligen und Bakterien beobachteten, nicht selten auch nach Aufhören des betreffenden Reizes noch mehrere Generationen überdauernden Abänderungen als Dauermodifikationen bezeichnet. Es handelt sich dabei um Modifikationen, also im Gegensatz zu den Mutationen um keine im Sinne unserer heutigen Anschauungen die Gene berührende Veränderungen. Dies war daran zu erkennen, daß bei Ausschaltung der die Veränderung hervorrufenden Faktoren allmählich auch die erzielte Umbildung wieder zurückging, sowie vor allem daran, daß die Rückbildung bei den 1914 mitgeteilten Versuchen an *Paramaecium* durch eine Konjugation mit einem Schlage herbeigeführt wurde.

Neuere Untersuchungen von JOLLOS haben gelehrt, daß eine Dauermodifikation unter Umständen sogar eine Konjugation überdauern kann. Für die Rückbildung der durch Ca-Einwirkung entstandenen Dauermodifikationen erwies sich eine Parthenogenese im allgemeinen etwa ebenso wirksam wie 30—40 Teilungen; eine Konjugation wiederum übte dieselbe Wirkung aus wie 3 bis

6 Parthenogenesen. Immer aber kehrten die Dauermodifikationen schließlich schon bei vegetativer Vermehrung zum normalen Verhalten zurück.

JENNINGS (zitiert nach GOLDSCHMIDT und JOLLOS) hatte auf Grund seiner Beobachtungen an *Paramaecium* seinerzeit als erster die Lehre JOHANNSENS von der Unveränderlichkeit reiner Linien durch Selektion bestätigen können. 1916 kam er jedoch in einer an *Difflugia* durchgeführten Untersuchung zum entgegengesetzten Ergebnis. Er gibt an, daß es ihm hier gelungen sei, bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung durch die kumulierende Wirkung der Selektion eine Aufspaltung der von je einem Individuum abstammenden Linien in mehrere erblich verschiedene Stämme zu erzielen. JOLLOS kann auf Grund seiner Resultate an *Paramaecium* die von JENNINGS vorgetragene Deutung der bei *Difflugia* gefundenen Verhältnisse nicht als richtig anerkennen. JENNINGS hat seine Vererbungsexperimente nicht dem Kriterium der Kopulation unterworfen; er beobachtete das Verhalten der erzielten Veränderungen nach Aufhören der Selektion viel zu kurze Zeit, und zwar nie auch nur durch 20 Teilungen. Demgegenüber weist JOLLOS darauf hin, daß bei *Paramaecium* Dauermodifikationen durch hunderte von Teilungen bestehen können. Darum verdient es Beachtung, daß JENNINGS selbst angibt, die erzüchteten Unterschiede hätten während der folgenden Teilungen, bei welchen keine Selektion mehr geübt wurde, sich wieder etwas verwischt. Nach JOLLOS hat sich bei den JENNINGSschen Versuchen die Reaktionsnorm nicht verändert. Ob und wie sich die vorhandenen Potenzen realisieren, hängt von vielen und bisher noch wenig analysierten Außenfaktoren ab, die nicht nur einen momentanen, sondern auch einen lange nachwirkenden Einfluß ausüben können.

Ähnlich wie JENNINGS glaubt neuerdings GOLDSCHMIDT an eine kumulierende Wirkung der Selektion und greift damit auf alte DARWINsche Gedankengänge zurück. Nach GOLDSCHMIDT liegen der Variabilität vielfach Differenzen in der Quantität der Faktoren zugrunde. Durch Selektion kann die Plus- oder Minusvariante einer Faktorenquantität ausgewählt werden. Diese stellt in der nächsten Generation wieder das Mittel der Variation dar. Von Außenbedingungen verursachte Veränderungen im Körper schaffen unter Umständen ein anderes Milieu für die Keimzellen; damit erhöht sich die quantitative Variabilität der Faktorensubstanz, und so sollen für die Selektion neue erbliche Varianten bereit-

gestellt werden können. GOLDSCHMIDT vermag diese Konzeption zunächst nicht durch Tatsachen zu belegen. Mir ist es jedoch sehr wahrscheinlich, daß nach Aufhören der günstigen Bedingungskonstellation eine Plusvariante stets wieder verschwinden wird und zwar mehr oder weniger rasch, je nachdem, wie lange eine Nachwirkung anhält, wie wir dies von Modifikationen und Dauermodifikationen kennen.

Die Annahme einer kumulierenden Wirkung der Selektion steht im Widerspruch mit den bisher gewonnenen Ergebnissen der Erblichkeitsforschung. Die Selektion kann nur im Rahmen der Modifikationsbreite wirken; über dieselbe hinaus ist kein Erfolg möglich; eine Abänderung der Reaktionsnorm erfolgt durch sie also nicht. Die Selektionstheorie wurde begründet und ausgebaut, als man noch nicht scharf zwischen Modifikationen und Mutationen unterschied und die neueren Züchtungsmethoden unbekannt waren. Es zeigt sich nämlich, daß innerhalb von Populationen, welche Liniengemische darstellen, die Variabilität sich vielfach schrittweise nach der einen oder anderen Seite verschieben läßt; hieraus schloß man auf eine unbegrenzte Steigerungsfähigkeit der Merkmale durch Selektion. Spätere Versuche erwiesen ganz allgemein, daß eine gewisse Grenze sich nicht überschreiten läßt und daß bei Aufhören der Selektion die Variabilität zum ursprünglichen Mittelwert zurückzugleiten pflegt. Durch Selektion kann man innerhalb der Population verschiedene Rassen trennen, die jedoch bei Aufhören derselben ebenso rasch wieder ineinander zusammenfließen. Selektion ist also für den Phänotypus einer Population nicht selten von Bedeutung. Man könnte sich demnach vorstellen, daß in der Natur selbst bei genotypisch einheitlichen Populationen das äußere Bild der Art durch eine sehr scharfe Ausmerzung ungünstiger Phänovarianten dauernd beeinflußt wird, indem nur mit einem erhaltungsmäßigen Phänotypus ausgestattete Individuen überleben; und doch bliebe hier der Genotypus immer derselbe.

Wenn der Phänotypus einer Population durch Selektion schrittweise verschoben werden kann, ist dies ein Zeichen dafür, daß sie genotypisch nicht rein ist. Läßt sich dagegen kein derartiger Erfolg erzielen, so dürfte dies dafür sprechen, daß das Material hinsichtlich des Gens, auf welches sich die Selektion bezog, einheitlich war. Die beobachteten Variationen sind in solchen Fällen nichts als Modifikationen auf identischer genotypischer Grundlage. Wird bei der Schaffung einer neuen Rasse nach dem Prinzip der reinen

Linien verfahren, so ist bei geselbsteten Pflanzen alles gleich beim ersten Male erreicht (JOHANNSEN). Bei fremdbefruchtenden Arten kann der Prozeß der züchterischen Reinigung des Materials unter Umständen längere Zeit in Anspruch nehmen; sowie dieselbe aber gelungen, hat Selektion keine Wirkung mehr.

Nur dann ist der Erfolg einer Selektion ein dauernder, wenn durch sie in einer Population bestimmte Genotypen vollständig vernichtet werden. Der Fall wäre denkbar, daß ein Genotypenkreis durch Ausmerzung der mittleren Genotypen in zwei Kreise geteilt wird, wie dies z. B. v. WETTSTEIN für die Entstehung einer frühblühenden und einer spätblühenden Art bei Wiesenpflanzen durch die Heumahd annimmt. In der Natur wird der Selektion im allgemeinen nur die Rolle zufallen, zu verhindern, daß allzu extreme genotypische Minusvarianten die Oberhand gewinnen, daß also die Art nicht unter ein bestimmtes Niveau herabsinkt. Positiv ist die Leistung der natürlichen Selektion aber auch schon zu nennen, wenn sie sich darauf beschränkt, Erhaltungswidriges auszumerzen.

Eine kumulierende Wirkung der vom Experimentator geübten Selektion kann dann zu buchen sein, wenn sich unter extremen Somanten (PLATE) einmal ein Mutant findet; nach den Ergebnissen von TOWER liegen die Mutationen nicht selten in Richtung der Modifikationen, und WOLTERECK berichtet, daß Merkmale, die endogen phänolabil sind, vielfach auch genolabil sind. GERSCHLER fand, daß bei Schmetterlingen phänotypisch völlig schwarze Formen bis zu weiß persönlich fluktuieren können. Modifikationen und Mutationen ließen sich in solchen Fällen nicht unterscheiden.

Nach ROUX ergibt sich in der Natur dadurch ein indirekter Nutzen der funktionellen Anpassung für die Stammesentwicklung, daß bereits jede Potenz zu einer günstigen Variation dauerfördernd wirken muß. Das jedesmalige individuelle Gestaltungsergebnis (die einzelne in dauerfördernder Richtung gelegene Modifikation) wird nicht vererbt; denn das Reaktionsergebnis verschiebt nicht die Reaktionsnorm; dagegen werden nach ROUX diejenigen Linien von der Naturzüchtung bevorzugt, die zu einem Reagieren in dauerfördernder Weise befähigt sind.

Ein Erfolg der vom Züchter getroffenen Auswahl wird nicht selten dadurch vorgetäuscht, daß durch das Milieu der Phänotypus sich zufällig in der gewünschten Richtung verschiebt. Modifikationen sind bei genotypisch gemischten Populationen in dem Grade „erb-

lich“, als eine adäquate Lebenslage wirksam bleibt und eine Selektion ausgeübt wird. Oder mit anderen Worten: bei Genotypengemischen läßt sich die Variationsbreite mehr und mehr einengen, solange Selektion und verändertes Milieu dauern. Die Variabilitätsgrenze der Art wird dabei jedoch nicht verschoben. Nachwirkung kann unter Umständen den Eindruck eines unbegrenzten Erfolges der Selektion erwecken, wenn der Züchter jedesmal diejenigen Individuen zur Weiterzucht verwendet, bei denen Nachwirkung und individuelle Lebenslage den stärksten Einfluß gewinnt.

Für den Züchter ist es nicht nur von Bedeutung, eine Rasse mit günstiger Reaktionsnorm zu besitzen, sondern er muß auch eine Lebenslage schaffen, auf welche diese Rasse optimal reagieren kann. Es genügt dabei nicht, daß das Individuum selbst unter günstigen Verhältnissen aufwächst und lebt, sondern schon die Elterntiere und die voraufgehenden Generationen müssen sich in einem entsprechenden Milieu befunden haben. Vier Punkte kommen also für die Züchtung in Betracht: Selektion, Vererbung, gegenwärtige Lebenslage und Nachwirkung; nur wenn keiner derselben vernachlässigt wird, kann eine wertvolle Rasse geschaffen und auf der Höhe gehalten werden.

Es wurde schon weiter oben (S. 14) darauf hingewiesen, daß soziale und biologische Vererbung zwei ganz verschiedene Dinge sind. Bei der letzteren wird der Genotypus, bei der ersteren (ganz oder teilweise) die Lebenslage übertragen. In der Lebenslage des Menschen ist die Tradition von größter Bedeutung. Was würde aus der menschlichen Gesellschaft, wenn die Tradition plötzlich abrisse, wenn also die Jugend nicht mehr in den Handfertigkeiten und täglichen Verrichtungen sowie in der Sprache unterwiesen und zu einem Berufe herangebildet würde! Tradition befestigt und erhält in den menschlichen Institutionen das durch Anpassung Erworbene. Diese aus dem täglichen Leben abgeleitete Erkenntnis, welche für die im weitesten Sinne gefaßte soziale Vererbung Gültigkeit besitzt, wurde — ganz zu Unrecht — mutatis mutandis von Darwin und Lamarck auf die bei der biologischen Vererbung sich abspielenden Vorgänge übertragen (Johannsen 1913, Schaxel 1916). Eine Änderung in der Kulturlage der Völker bringt zunächst nur eine phänotypische Veränderung der Rasse hervor. Ein Aufstieg geht immer schrittweise vor sich und nimmt infolge der Nachwirkung sicherlich stets mehrere oder gar viele Generationen in Anspruch. Dabei reagieren

nicht alle Genotypen gleich günstig auf eine gehobene Lebenslage; vielleicht wird der eine oder andere Genotypus in dem veränderten Milieu durch Selektion ausgemerzt. Nach der Ansicht maßgebender moderner Rassehygieniker kann eine vorübergehende schlechte Lebenslage die Rasse nicht dauernd schädigen. Nun werden aber, wie Experimente an Tieren gelehrt haben, durch extreme Lebenslagen gelegentlich Mutationen ausgelöst; es scheint mir besonderer Beachtung würdig, daß dabei die Mutationen nicht selten in Richtung der Modifikationen gelegen sind.

V. Die Mutationen

Unter einer Mutation ist eine Änderung der Reaktionsnorm, die Entstehung eines neuen Genotypus zu verstehen. Der Begriff hat seinem Inhalte nach im Laufe der Zeit starke Wandlungen erfahren. Er stammt von WAAGEN, welcher ihn 1867 in die Geologie einführte. In der Bakteriologie wird er für Varietäten im systematischen Sinne angewendet. DE VRIES übertrug den alten Namen der Mutation auf die Sprungvariationen oder sports, wogegen sich seinerzeit insbesondere REINKE wandte (vergl. hierzu LEHMANN). PLATE sagt statt Mutation Idiomutation. LENZ (1912) nennt Vorgänge, welche eine Genänderung zur Folge haben, Idiokinese. Auch DARWIN waren die Sprungvariationen bekannt; anfangs war er geneigt, denselben eine Rolle bei der Artbildung zuzuschreiben; später kam er von dieser Ansicht mehr und mehr zurück.

Vor DE VRIES hatten bereits zwei Forscher, KÖLLIKER und KORSCHINSKY, sich dahin geäußert, daß die Evolution nicht in einem unmerklichen Gleiten des Artbildes bestehe, sondern daß sich letzteres sprunghaft verändere. Dies sollte auf dem Wege vor sich gehen, daß plötzlich bei einem Individuum die Geschlechtsprodukte verwandelt würden, wodurch abgeänderte Nachkommen entstehen müßten; solche Variationen sollten erblich sein. Als Ursachen dieser Vorgänge, welche die beiden Autoren als heterogene Zeugung und Heterogenesis bezeichnen, wurden innere angenommen. KORSCHINSKY führt als Beleg für die Theorie zahlreiche Beispiele an, wo bei Pflanzen erbliche Variationen auftraten; derartige Abänderungen können sich auf Habitus, Wuchs, Gestalt, Blütenbau, Samen usw., kurzum auf alle Teile und Eigenschaften der betroffenen Pflanze beziehen. Nach KORSCHINSKY

nimmt eine vererbbare Variation stets nur von einem Original-exemplar ihren Ursprung. Neuerdings ist man ebenfalls der Ansicht, daß nur diskontinuierliche Schritte — mögen dieselben nun groß oder klein sein — die Phylogenese leiten; ein ganz allmähliches Verschieben der Reaktionsnorm gibt es danach nicht.

Dem Züchter ist es selbstverständlich, daß er eine Mutation nicht künstlich erzeugen kann; sie ist plötzlich da; so befestigte sich die Meinung, Mutationen entständen allein aus inneren Ursachen und unabhängig von der Umgebung. Die Tätigkeit des Züchters beschränkt sich darauf, die gefundene Mutation zu isolieren und zu erhalten. Es fragt sich, ob die Mutationen zahlreicher in der Natur oder unter den Kulturbedingungen auftreten, oder, wie dies SIEMENS ausdrückt, ob das Domestikationsmilieu eine größere Zahl idiokinetischer Faktoren besitzt als der Naturzustand. Nach KORSCHINSKY variieren die Kulturpflanzen genau so wie diejenigen in der Natur; dort sterben jedoch die Variationen sehr bald wieder aus, während bei den Kulturrassen der Züchter dieselben zu konservieren sucht. Nach DE VRIES ist das Kulturmilieu gegenüber der Natur außerordentlich viel einförmiger, in der Natur befinden sich die Organismen dagegen unter sehr verschiedenen Bedingungen, und doch ereignen sich an beiden Orten zahlreiche Sprungvariationen.

Die Mutationstheorie von DE VRIES, welche anfangs eine begeisterte Anhängerschaft fand, ist wohl von den meisten Forschern wieder verlassen worden, da es nicht gelang, neben *Oenothera* weitere Beispiele für jene besonderen Vorgänge zu finden, auf die DE VRIES die Entstehung der Arten zurückführen will. Die Stimmen mehren sich, welche die verschiedenen Spezies von *Oenothera* für komplizierte Polyhybride erklären. Es gibt also keine derartigen frei schöpferischen Ereignisse wie die Mutationsperioden, welche bei Arten, die lange konstant geblieben waren, nach einer Vorbereitungszeit — der Prämutationsperiode — spontan und mit einem Schlage eine Fülle neuer Formen hervorbringen sollen. Den Ursprung der Variationen erklärt übrigens die Mutationstheorie ebensowenig wie die Selektionstheorie, sondern nimmt sie als gegeben hin.

Müssen wir die Mutationstheorie also ablehnen, so können wir doch die von DE VRIES eingeführten Distinktionen beibehalten, da sie sich als brauchbar erwiesen haben. Er nennt Rassen mit umschlagendem Erfolg Zwischenrassen und unterscheidet Halb- und Mittelrassen, je nachdem, ob das als Abnormität an-

gesprochene Merkmal selten oder häufig auftritt. PLATE bezeichnet die Halbrassen als Schwachrassen. Man muß annehmen, daß eine Zwischenrasse dadurch entsteht, daß ihre Reaktionsweise im Vergleich zu der der Stammart eine labilere wird, wodurch mehr oder weniger zahlreiche Abweichungen von der Norm entstehen können. So deutete ich die von mir an *Cyclops* erhobenen Befunde (ALVERDES, 1920a u. b). Von DE VRIES wurde das mutative Übergehen von Vollrassen in Schwachrassen oder von diesen in Mittelrassen sowie der umgekehrte Vorgang mehrfach beobachtet. Willkürlich im Experiment ließ sich ein solcher jedoch nicht hervorrufen.

Der Unterschied zwischen Modifikationen und Mutationen liegt nicht etwa in der Größe des vollzogenen Schrittes. Eine mutative Veränderung der Reaktionsnorm imponiert nur dann als Sprung, wenn sie über den Rahmen der Variabilität der Rasse oder Art hinausgeht; tut sie dies nicht, so verschwindet sie leicht zwischen den reinen Phänovariationen. FRUWIRTH spricht von Linienmutabilität, wenn das Mittel, um welches die Angehörigen einer Linie schwanken, mutativ verschoben wird; derartige Abänderungen sind von Modifikationen oft nicht leicht zu unterscheiden.

Neuerdings, wo man auf Mutationen ein besonderes Augenmerk richtet, sind solche nicht selten beobachtet worden. Beispiele finden sich in den zusammenfassenden Darstellungen von DE VRIES, JOHANNSEN, HAECKER, PLATE, BAUR, GOLDSCHMIDT, KRONACHER und FRUWIRTH. Nur einige wenige seien hervorgehoben. DARWIN berichtet, daß der Schwarzschulterpfau in 6 Fällen plötzlich neu entstanden sei. HANSEN (zitiert nach V. WETTSTEIN) fand, daß bei einem Stamm von Hefe, der sich von einer durch höhere Temperatur mutierten Zelle herleitete, die Fähigkeit zur Sporenbildung verloren gegangen war und auch nach Rückversetzung in normale Temperatur bei Züchtung durch viele hundert Generationen nicht wieder erworben wurde. JOHANNSEN erhielt von einer Bohnenpflanze unter 5 Samen 2 bezüglich der Länge genotypisch abweichende Nachkommen. In früheren Jahren war die Linie konstant gewesen; der abgeänderte Biotypus trat plötzlich auf. BAIN (zitiert nach FRUWIRTH) fand bei einer durch Selbstbefruchtung fortgepflanzten Baumwollpflanze 3 Mutationen, die rein weiterzüchteten. MARTINET beobachtete (nach FRUWIRTH) in einer Haferrispe mit weißspelzigen Körnern ein braunspelziges;

diese spontan aufgetretene Eigentümlichkeit vererbte sich auf die Nachkommen. Bei *Ocneria monacha* ist die Entstehung einer schwarzen Varietät in der Natur und in künstlichen Zuchten mit Sicherheit festgestellt worden. Die gesamte Reaktionsnorm der neuen Mutationen steht von Anfang an unabänderlich fest.

TOWER (1906) beobachtete bei seinen an verschiedenen Arten von *Leptinotarsa* durchgeführten Untersuchungen, daß Mutationen die Reaktionsnorm nicht nach allen Seiten, sondern nur in ganz bestimmten wenigen Richtungen verändern. Modifikationen können dabei nicht etwa allmählich in Verschiebungen der Reaktionsnorm umgewandelt werden. Bei extremen Schwankungen der Gruppenvariation trat gleichzeitig ein gewisser Prozentsatz von Mutanten auf. Fehlende Modifizierbarkeit braucht bei einer Art noch nicht notwendig mit dem Nichtvorhandensein der Mutabilität verbunden zu sein. Die gleichen Mutanten, wie sie in freier Natur festgestellt wurden, traten im Experiment auf; auch hinsichtlich des Verhaltens bei Bastardierung ergab sich zwischen den natürlich und künstlich entstandenen Mutanten kein Unterschied. Die Mutabilität von *Leptinotarsa* war also kein Produkt der Domestikation. Es gelang nicht nur durch neue morphologische, sondern auch durch abgeänderte physiologische Merkmale ausgezeichnete Rassen experimentell zu erzielen. So trat ein Stamm von *decemlineata* auf, welcher jährlich 5 statt 2 Generationen aufwies. Derselbe wurde bis in die 14. Generation gezüchtet. Der Reiz, auf welchen TOWER diese Abänderung zurückführt, wurde nicht auf die Tiere ausgeübt, bei welchen sich der neue Fortpflanzungszyklus zuerst zeigte, sondern im Jahre vorher auf die Vorfahren im 3. Gliede. Es fragt sich, ob TOWER recht hat, wenn er hier einen Zusammenhang zwischen der Milieuänderung und der geschilderten Variation annimmt.

Auch Linienmutationen traten gelegentlich im TOWERschen Material auf. Bei genotypisch einheitlichen Objekten war eine Selektion stets erfolglos, so z. B. bei *Leptinotarsa decemlineata* diejenige, welche eine Verschmelzung zweier Farbflecke auf dem Pronotum zum Ziele hatte. In der 6. Generation spaltete jedoch ein Stamm ab, welcher die Variationsgrenze der Art zwar nicht überschritt, bei der aber das Variationsmittel in Richtung der Selektion verschoben war. Diese neue Rasse züchtete rein weiter; eine nochmalige Steigerung des Merkmals, auf welches sich die Selektion bezog, wurde bei ihr nicht beobachtet. CASTLE, welcher

auf Grund seiner Befunde an Haubenratten eine kumulative Wirkung der Selektion annimmt, bemerkt im Hinblick auf ähnliche Fälle, daß eine Plusmutation wohl kaum in einer nach der Minusseite gerichteten Selektionsserie auftreten würde und umgekehrt.

Bei *Leptinotarsa* liegt die sensible Periode für die Erzeugung von Mutationen kurz vor der Ablage eines jeden Eisatzes. Während dieser Zeit können extreme äußere Einflüsse die Reaktionsnorm abändern. Dies erwies der so berühmt gewordene Versuch von TOWER mit *Leptinotarsa decemlineata*; während der ersten drei Eiablagen unterwarf er die Elterntiere den Bedingungen des Experiments; zur Erledigung der beiden letzten wurden sie in ein normales Milieu zurückgebracht. Im ersteren Falle setzte sich die Nachkommenschaft aus Angehörigen dreier verschiedener, auch in der Natur gefundener, anscheinend „guter" Arten zusammen; 82 Individuen gehörten *pallida*, 2 *immaculothorax* und nur 14 *decemlineata* an. Aus den beiden letzten Eiablagen resultierten 61 erwachsene Individuen, welche den Eltern völlig glichen. Soweit die Nachkommen am Leben blieben, erhielten sich in den folgenden Generationen die verschiedenen erzielten Typen völlig konstant und mendelten in normaler Weise. Bei anderen Arten erzielte TOWER entsprechende Erfolge.

Schwierigkeiten bereitet einer Erklärung der Umstand, daß unter den gleichen äußeren Bedingungen verschiedene Genotypen entstehen können und gleichzeitig manche Individuen nicht abgeändert werden. Da wir nicht annehmen dürfen, daß bei einer gleichen Bedingungskonstellation Ungleiches entstehen kann, so müssen wir entweder folgern, daß die Impulse, welche die einzelnen Keimzellen im elterlichen Organismus trafen, von nicht ganz gleicher Qualität oder Intensität waren. Oder wir sind zu der Annahme gezwungen, daß zwischen den Keimzellen geringfügige Unterschiede in der Art des Reagierens vorlagen, sei es auf Grund sonst nicht äußerlich in die Erscheinung tretender genotypischer Differenzen, sei es infolge der verschiedenen Schicksale, welche die Keimzellen auch in der gleichen Gonade durchleben.

TOWER versetzte stets beide Elterntiere in das abgeänderte Milieu. Die Entscheidung, ob eine Mutation stattfindet, vollzieht sich während der oben erwähnten sensiblen Periode. Wann erfolgt nun die eigentliche Mutation? Da bei *Leptinotarsa* die mutierten Rassen stets homozygot waren, offenbar erst nach der Befruchtung.

Wenn dieselbe nämlich vor der Vereinigung des väterlichen und mütterlichen Kernes einträte, so müßte es gelegentlich geschehen sein, daß heterozygote Nachkommen entstanden. Denn in den experimentell beeinflußten Eisätzen konnten, wie geschildert, die Vertreter von drei verschiedenen Arten zugegen sein; es ist nicht einzusehen, warum immer nur unveränderte oder in gleichem Sinne abgeänderte Eier und Spermatozoen einander hätten finden sollen; im Kreuzungsexperiment vereinigen sich nämlich Keimzellen von Stammart und abgeleiteter Form ohne Schwierigkeit. Streng konstant waren die mutierten Abkömmlinge von *decemlineata*: *pallida, tortuosa, melanicum* und *decemlineata* mit jährlich 5 Fortpflanzungszyklen. Ebenso konstant blieben die Tochterarten von *multitaeniata*: *melanothorax* und *rubicunda* sowie *angustovittata*, welch letztere von *undecimlineata* aus ihren Ursprung nahm. Zugleich züchteten diejenigen Individuen, welche die normal gebliebenen Elternarten repräsentierten, rein weiter. Da die Stammformen stets über die neuen Typen dominierten, so hätten letztere überhaupt nicht heterozygot sein können. Spaltungen ergaben sich nur, wenn die neuen Formen mit den Stammarten rückgekreuzt wurden.

Die sensible Periode für die ♀ Keimzellen hängt bei *Leptinotarsa* deutlich mit ihrem Wachstumsrhythmus zusammen. Es steht also zu vermuten, daß die Spermatozoen in den Experimenten unabgeändert blieben resp. daß ihre Beeinflussung für später keine Bedeutung besaß. Entscheidend ist demnach nur die Umstimmung der ♀ Keimzellen, welche nach der Befruchtung den ♂ Anteil in der von ihnen eingeschlagenen Richtung mit sich reißen. Welcher Art diese Umstimmungen sind, ob sie sich etwa zunächst am Eiplasma abspielen und später sekundär erst den mütterlichen und dann den väterlichen Kernanteil oder beide zugleich in Mitleidenschaft ziehen, hierüber können wir nur Vermutungen aussprechen.

In diesem Zusammenhang verdient es Beachtung, daß bei manchen Tierarten väterlicher und mütterlicher Kern noch einige Zeit nach der Befruchtung selbständig bleiben. Eine die ersten Furchungsteilungen überdauernde Autonomie der elterlichen Kernanteile war bei *Cyclops* von RÜCKRET und HAECKER angegeben und als Gonomerie bezeichnet worden. Daß dieser Doppelbau der Furchungskerne tatsächlich Ausdruck einer Trennung von väterlichem und mütterlichem Kernanteil ist, konnte ich dadurch erweisen, daß vor der Befruchtung jeweils die Spermatozoen durch

Radium geschädigt wurden. In solchen Fällen zeigte bei den ersten Furchungsschritten einer der beiden in jedem Blastomer vorhandenen Kernanteile Unregelmäßigkeiten; dieser abnorm sich verhaltende Kernanteil konnte nur der geschädigte väterliche sein (ALVERDES 1921a).

Im Gegensatz zu den Mutationen von Coleopteren sind alle melanistischen Mutationen bei Lepidopteren, wohl infolge Zusammentritts einer mutierten mit einer unverändert bleibenden Gamete, heterozygot (GERSCHLER). JOHANNSEN bringt Beispiele von homozygoten und von heterozygoten Mutationen bei Pflanzen. Nach KORSCHINSKY zeigen viele durch heterogene Zeugung entstandene Pflanzen wenigstens während der ersten Generation die Neigung, zur Stammform zurückzuschlagen. Solche Vorkommnisse würden auf heterozygote Mutationen hindeuten. Durch strenge Isolation soll es nach KORSCHINSKY stets gelingen, eine samenbeständige Rasse zu erzielen. Diese Angabe müssen wir dahin einschränken, daß bei einer Zwischenrasse ein solches Resultat sich niemals erzielen läßt, sondern nur bei einer Vollrasse. Andere Rassen sollen von Anfang an samenbeständig sein; hier handelt es sich um homozygote Mutationen. BAUR fand unter je 1000 *Antirrhinum*-Sämlingen wenigstens 2 heterozygot, aber nur 0,05 homozygot mutierte. CORRENS beobachtete bei *Mirabilis* den mutativen Übergang vom homozygoten in den heterozygoten Zustand.

In einem wesentlichen Punkte weichen die von STANDFUSS und FISCHER mitgeteilten Beobachtungen von den durch TOWER beschriebenen Mutationen ab. Während nämlich bei *Leptinotarsa* die sensible Periode für Soma und Keimzellen zu verschiedenen Zeiten liegt, fallen bei Schmetterlingen dieselben offenbar zusammen. STANDFUSS erzielte durch Temperaturen von 0 bis —18° C bei *Vanessa urticae* dunkle Falter; 2% ihrer F_1-Nachkommen, die sämtlich unbeeinflußt aufwuchsen, waren ebenfalls dunkel. FISCHER ließ auf die Puppen von *Arctia caja* intermittierende Kälte von — 8° C einwirken; hierdurch wurden beim Falter die braunen Flecken der Vorderflügel und die schwarzen der Hinterflügel mehr oder weniger verbreitert. Unter den F_1-Tieren zeigten bei Einwirkung normaler Temperatur 10% die gleiche Aberration und zwar befanden sich die abgeänderten Tiere unter den zuletzt schlüpfenden. STANDFUSS sowohl wie FISCHER züchteten nicht über die F_1-Generation hinaus; es wäre jedoch von großem Inter-

esse gewesen, zu beobachten, wie sich F_2 und die folgenden Generationen verhalten hätten. So kann man nur Vermutungen äußern, ob es sich in den mitgeteilten Fällen um echte Änderungen der Reaktionsnorm, um Nachwirkungen oder um direkt und parallel induzierte Modifikationen zweier Generationen handelt. Wie immer später einmal die Entscheidung ausfallen mag, darüber kann kein Zweifel bestehen, daß bei Elterntieren und Keimzellen die gleiche Substanz vorliegen muß, die auf den gleichen Reiz im gleichen Sinne antwortet.

Über das Wesen der Mutationen sind wir durchaus noch nicht orientiert. Es scheint, als könnte eine solche nicht nur in den Keimzellen, sondern gelegentlich auch in rein vegetativem Gewebe ihren Sitz haben (JOHANNSEN). Wenn eine vorhandene Eigenschaft schwindet oder eine dominante einer rezessiven weicht, so spricht man im Sinne der An- und Abwesenheitshypothese von dem Verlust eines Gens, nach der Grundfaktor-Supplement-Theorie von dem Inaktivwerden eines Supplements. Tritt eine neue dominante Eigenschaft auf, so soll sich ein neues Gen gebildet haben resp. zum Grundfaktor, der für das rezessive Merkmal verantwortlich gemacht wird, ist ein Supplement getreten (vergl. PLATE). Die Frage erscheint mir verfehlt, wodurch „neue Anlagen" entstehen. Denn wir kennen die Natur der sog. Anlagen selbst noch gar nicht und können uns deshalb keine Vorstellung darüber bilden, ob und wie überhaupt „neue" sich zu bilden imstande sind. Die für das Manifestwerden einer neuen somatischen Eigenschaft maßgebenden Vorgänge in den Keimzellen sind wahrscheinlich so zu denken, daß im allgemeinen nur Verschiebungen und Umlagerungen innerhalb der vorhandenen, hauptsächlich an der Vererbung beteiligten Substanzen vor sich gehen. Solche Veränderungen können vielleicht auch vom Austritt der einen und Eintritt neuer Stoffe begleitet sein. Die Frage nach der „Entstehung neuer Anlagen" ist nach meinem Empfinden nicht viel tiefer gefaßt als diejenige nach der „Entstehung neuer Eigenschaften". Berechtigung haben nur Fragestellungen, welche etwa lauten: Wodurch verändert sich das eine Mal in erblicher, das andere Mal in nicht-erblicher Weise die Reaktionsweise? Sind Erblichkeit und Nicht-Erblichkeit einer beobachteten Variation durch Änderungen des Milieus oder des Genotypus bedingt? Wie sind die feineren Vorgänge beschaffen, die bei einer Verschiebung der Reaktionsnorm ablaufen?

„Innere Ursachen“ der Mutationen werden von den Autoren dann nicht selten angenommen, wenn äußere an diesen beteiligte Faktoren nicht ohne weiteres zu ermitteln waren. Nach Nägeli kann das Manifestwerden einer Abänderung durch äußere Einflüsse beschleunigt oder verlangsamt werden. Die Manifestation selbst soll jedoch spontan aus inneren Ursachen auftreten, wenn durch innere Umbildungen die Disposition hierzu auf eine gewisse Höhe gediehen ist. Neuere Forscher suchen, wie bereits an verschiedenen Beispielen gezeigt wurde, die Mutationen — wenigstens in letzter Wurzel — auf Milieuänderungen zurückzuführen. Es ist jedoch darauf aufmerksam zu machen, daß bisher nur bei wenigen Tierarten, aber noch bei keiner höheren Pflanze eine Veränderung der Vererbungssubstanz durch Änderung des Milieus mit Sicherheit beobachtet wurde.

Woltereck fand, daß bei *Daphnia* Sprungvariationen besonders in Kulturen auftreten, die Depressivzustände hinter sich haben. Hier pflegen auch sonstige Unregelmäßigkeiten zu erscheinen. Die Gene werden durch einen Sprung verändert, und sei derselbe auch nur ein kleiner. Mutativ entstand bei einer *Daphnia*-Rasse eine Verlängerung des Rostrums; diese Eigentümlichkeit vererbte sich wie bei den de Vriesschen Zwischenrassen. Nach Woltereck ist eine Genovariation der erbliche Verlust oder das erbliche Neuauftreten einer Hemmungsbildung: so wird bei einer Änderung der Reaktionsnorm bezüglich der Helmhöhe eine Teilungshemmung der Scheitelzellen beseitigt resp. sie tritt ein. Äußerlich betrachtet ist also der hier wirksame Mechanismus der gleiche wie bei einer endogenen Phänovariation; in Wirklichkeit vollzieht sich aber eine erbliche Änderung der Reaktionskonstanten. Die kleinste Genovariante, welche bei *Daphnia* sich erreichen läßt, ist die Erzielung der maximalen Helmlänge auf einer anderen Milieustufe. Ein Unterschied in der erreichbaren Helmlänge bedeutet im Vergleich dazu bereits einen größeren Schritt. Die einfachste Genovariante ist in einem Vorkommnis zu erblicken, bei dem eine parthenogenetisch fortgepflanzte Linie sich in Zweiglinien spaltet, von denen die eine durch Pigmentierung, die andere durch Pigmentlosigkeit der Nebenaugenzellen ausgezeichnet ist. Auch pigmentlose Rassen führen einige braune Körnchen, es bestehen also nur quantitative Differenzen den durch Pigmentierung ausgezeichneten Rassen gegenüber. Das Wesen des Unterschieds besteht in einer vorzeitig oder später erfolgenden Hemmung des

chemischen Pigmentaufbaus. Der Zeitpunkt, auf welchen die verschiedenen Hemmungen und Enthemmungen fallen, ist ein verschiedener, einerseits je nach dem Milieu, andererseits je nach der ererbten Reaktionsnorm, zu welch letzterer auch die von Generation zu Generation zyklisch schwankenden Reaktionsänderungen gehören. Es genügt also nicht, zur Charakterisierung einer Rasse oder Art nur Mittelwerte anzugeben, wie dies in der Systematik noch vielfach geschieht.

Gleichnamige Mutationen müssen auf den gleichen Ursachen beruhen. Von einer experimentellen Beherrschung der Mutationen ist zurzeit noch keine Rede. Der Züchter kann mit äußeren Einflüssen nicht arbeiten, um eine Nutzrasse mit besserer Reaktionsnorm zu züchten. Der Einfluß der Lebenslage wird von ihm bisher nur zum Zwecke der Hervorbringung günstiger Modifikationen berücksichtigt. Auch MORGAN und seinen Mitarbeitern blieben die auslösenden Faktoren für die von ihnen beobachteten Abänderungen der Reaktionsnorm bei *Drosophila* unbekannt; der Versuch war vergeblich, die letzteren durch Einwirkung von Radium, Äther, Salzen und Säuren, durch hohe Temperatur usw. willkürlich hervorzurufen. Auch Bastardierung wirkte hier nicht als Auslösung, wie dies z. B. von FRUWIRTH für den Weizen angegeben wird, wo nach einer solchen zwei Individuen hinsichtlich der Begrannung anders ausfielen, als zu erwarten war. Diese züchteten konstant weiter. Allerdings fragt es sich bei dem von FRUWIRTH mitgeteilten Falle, ob hier nicht vielleicht doch Faktorenkombination vorliegt. MORGAN beobachtete das wiederholte Auftreten mancher Mutationen, z. B. dasjenige der Mutation „vermilion“; auch Rückmutationen kamen vor. Es scheint mir geboten, sich diesen letzteren gegenüber zunächst skeptisch zu verhalten. Denn der Gedanke liegt nahe, daß die phänotypischen Änderungen, welche ihnen vorangingen, nichts als Modifikationen gewesen sind.

Wir dürfen annehmen, daß eine neue Mutation in einem oder mehreren Exemplaren auftritt, je nachdem, bei wie vielen Individuen die für eine solche erforderliche Konstellation äußerer und innerer Faktoren verwirklicht ist. Nicht jede beliebige neue Reaktionsnorm wird dabei geschaffen, sondern nur eine solche, welche der chemischen Konstitution des lebenden Protoplasmas und den gegebenen Bedingungen gemäß ist. BAUR macht darauf aufmerksam, daß dieselbe Mutation, die von der einen Art bekannt ist, auffallend häufig auch bei anderen mehr oder weniger nahe ver-

wandten Arten auftritt. Er spricht von „homologen Reihen“ der Mutationen. Es müssen die Mutationsmöglichkeiten danach irgendwie beschränkt sein. Würde man nach BAUR eine wilde Art, z. B. die Feldmaus in größerem Maßstabe in Kultur nehmen, so würden bei ihr wahrscheinlich in der Hauptsache nur solche Mutationen auftreten, die schon von anderen Arten her bekannt sind. Denn fast von jedem in weiterem Umfange kultivierten Laubbaum kennt man eine Trauer- und eine Pyramidenform, sowie solche mit geschlitzten, schmalen, schüsselförmigen, krausen oder roten Blättern. SIEMENS erklärt eine derartige Parallelität nicht durch die Spezifität der idiokinetischen Faktoren, sondern durch die relative Gleichförmigkeit des menschlichen Geschmacks. Für die Entstehung der Domestikationsmerkmale ist nach ihm die selektionistische Erklärung allein ausreichend. Die Streitfrage ist schwer zu entscheiden; es will mir aber scheinen, als würde der Mensch wohl eine jede lebensfähige Aberration und nicht jahrtausendelang immer nur ganz bestimmte weitergezüchtet haben.

Für die Entstehung mancher Eigentümlichkeiten, deren Ursprung wir nicht kennen, wird eine Mutation verantwortlich gemacht. Hierher gehört die Hyperdaktylie der Vögel und Säugetiere, das Fehlen der Hörner bei Rindern und die Verdoppelung derselben bei Schafen und Ziegen und vieles andere. Ungeklärt ist die Frage nach der Abänderung der 1419 auf Porto Santo eingeführten Kaninchen, welche heutzutage eine besondere Form bilden *(Lepus Huxleyi)*. Auch hier scheinen Mutationen eine Rolle gespielt zu haben. Die genannte Art weicht in vielen Charakteren vom Ausgangstypus ab und ist mit diesem unfruchtbar. Sie zeichnet sich durch eine geringere Größe, besondere Farbe, rattenähnliche Gestalt, nächtliche Lebensweise und große Wildheit aus (HAECKEL).

Äußere Einflüsse sind also imstande, die Reaktionsnorm zu verschieben; eine Genophänovariation, welche bei einem Individuum zum ersten Male auftritt, muß, wofern sich keine Veränderungen innerer oder äußerer Faktoren ergeben, auch bei den Nachkommen erscheinen. Insofern könnte man davon sprechen, daß eine „Vererbung erworbener Eigenschaften“ erwiesen sei; wir sahen aber schon, warum diese Bezeichnung abzulehnen ist.

Eine große Bedeutung in den Erörterungen über die Mutationen hat die Frage erlangt, inwieweit dieselben als Gewinn- oder Verlustmutationen auszulegen sind und ob es Gewinnmutationen überhaupt gibt. Die im Experiment erzeugten Mutationen waren

bisher zumeist gegenüber der Ausgangsform rezessiv. So dominierten bei *Leptinotarsa* die Elternarten stets über die Mutanten. In der Sprache der Faktorenhypothese bedeutet eine derartige Mutation den „Verlust" eines Faktors. Mit Recht weist aber BAUR darauf hin, daß diese Unterscheidungen nur eingebildete Schwierigkeiten schaffen. Rezessives Verhalten bietet noch keinen Anhalt für die Annahme, daß tatsächlich etwas fehlt. Die Faktorenformeln sollen nur die durch die Bastardanalyse festgelegten Unterschiede symbolisch wiedergeben; man darf jedoch nicht aus ihnen auf die Zusammensetzung der Erbsubstanzen schließen wollen.

Bei *Drosophila* kommen neben rezessiven auch dominante Mutationen vor. Bei Schmetterlingen dominieren die Melanisten. Dominant sind fernerhin zahlreiche Eigentümlichkeiten der Kulturrassen sowie gewisse Anomalien bei diesen wie beim Menschen, deren Entstehung wir nicht kennen, die wir jedoch auch auf Mutationen zurückführen müssen. Die Verfechter der Ansicht, daß es nur „Verlustmutationen" gibt, mögen ihre Aufmerksamkeit einmal derartigen Fällen zuwenden.

Eine andere Frage ist es, ob die Mutationen von *Drosophila* und die vielen bei Warmblütern beobachteten Anomalien, welche oft sehr pathologisch sind und die Erhaltungsfähigkeit nicht selten herabsetzen, imstande sind, der Evolution zu dienen. Gerade bei *Drosophila* handelt es sich wohl ausschließlich um abwegige Mutationen. Ganz allgemein wird nur der geringste Teil der Mutationen so beschaffen sein, daß sie sich im Lebenskampfe behaupten können. So gibt auch MORGAN an, daß die überwiegende Mehrzahl der von ihm erzielten Aberrationen unter natürlichen Bedingungen längst wieder verschwunden wäre.

Die bisher beobachteten Mutationen entstanden also ohne Rücksicht auf Nützlichkeit und Schädlichkeit; Erhaltungswidriges wird ausgemerzt. Manche Unterschiede zwischen den systematischen Kategorien mögen durch bald in dieser, bald in jener Richtung erfolgende Mutationen erklärt werden können, die Mehrzahl derselben wird aber wohl nicht auf solchem Wege entstanden sein.

Zurzeit liegen bei Änderungen der Reaktionsnorm immer nur Beobachtungen über einen ersten Schritt vor; wir wissen nicht, wie die daran anschließenden Mutationen ausfallen würden, ob es eine gerichtete Folge von Mutationen geben kann. Es ist anzustreben, eine solche zu beobachten, denn wohl nur sie kann zu komplizierteren Bildungen führen. Vielleicht dürfen wir annehmen, wenn

bei verschiedenen Vertretern einer systematischen Gruppe bezüglich irgend eines Organes eine fortschreitende Reihe von einfacherem zu verwickelterem Bau vorliegt, daß hier mehrere Etappen einer derartigen Mutationsfolge erhalten blieben. Dies ist aber reine Vermutung; man kann derartige Erscheinungen auch ganz anders deuten. Gleichsinnige Beeinflussung des Genotypus durch zweckmäßige somatische Abänderungen würde die rascheste Evolution schaffen; orthogenetische Mutationen könnten unter Umständen ähnlich wirken. Äußerst langsam würde sich dagegen die stammesgeschichtliche Entwicklung vollziehen, wenn sie allein auf zufällige Variation und Selektion angewiesen ist.

Nach TOWER stellt *Leptinotarsa pallida* den nächsten Schritt in der orthogenetischen Reihe *multitaeniata* — *intermedia* — *decemlineata* dar. Die Mutationen erfolgen nach ihm in Richtung der Modifikationen, eventuell über die Grenze derselben hinaus. Dabei sollen sie nach der 1906 erschienenen Veröffentlichung in genauer Verlängerung der im Schema linear angeordneten Modifikationen liegen; später hat er die genannte Auffassung in dieser strengen Form fallen lassen, da sich die aufgefundenen Variationen doch nicht in eine schematische Anordnung pressen lassen, welche vom normalen Verhalten gradlinig einerseits zu den verschiedenen Stufen des Albinismus, andererseits zu denen des Melanismus hinüber leitet. Wird nur Verdunkelung und Aufhellung der Objekte betrachtet, so bleiben alle Einzelheiten der Zeichnung unberücksichtigt; aber gerade hinsichtlich dieser liegen zum Teil wichtige genotypische Unterschiede vor. TOWER nennt die im Experiment erzielten Mutationen deshalb prophetisch, weil er annimmt, die Evolution werde durch Milieuwechsel ausgelöst (dabei kann es sich sowohl um Veränderung der klimatischen Verhältnisse als auch um aktive Wanderung oder um Verschleppung der Tiere handeln). Eine neue Lebenslage würde also nach TOWER massenhaft die gleichen Mutationen auslösen können, wie sie bereits im Experiment entstehen.

Selektion hat nur Erfolg, wenn bei einer derselben unterworfenen Population die Phänovariationen auf genotypische Verschiedenheiten zurückgehen. Es kann dann, so lange sie anhält, das Variationsmittel hin und her geschoben werden, aber nicht über eine bestimmte Grenze hinaus (s. Fig. 4—6 S. 92). Durch Vernichtung von Genotypen wird unter Umständen ein Formenkreis phänotypisch für dauernd verändert und gegebenenfalls auch in

deren zwei gespalten (Fig. 3). Bei einer geselbsteten Pflanze hat Selektion nur in der ersten Generation einen Einfluß. Ein kumulativer Erfolg der Selektion ist dann vorhanden, wenn Mutationen auftreten, die in Richtung der erwünschten Modifikationen liegen.

Wie weit darf von der künstlichen auf eine natürliche Zuchtwahl geschlossen werden? Daß auch in der Natur direkt Erhaltungswidriges ausgemerzt wird, ist täglich zu beobachten. Daß aber eine sehr strenge Auslese erfolgt, durch welche sich der Genotypus der Populationen ganz allmählich, aber unaufhaltsam nach der günstigen Seite bis an die äußerste Grenze und bei neuen Mutationen immer weiter verschiebt, ist bisher nur an erdachten Beispielen zu zeigen. Es ist also höchst zweifelhaft, ob man der Selektion allein bereits einen orthogenetischen Effekt zuschreiben darf. Nehmen wir orthogenetische Mutationen an, so wäre der jetzige Zustand der Organismenwelt auch ohne Selektion erreicht worden, nur daß ebenfalls alle mehr oder weniger erhaltungswidrigen Formen am Leben geblieben wären und den Lebensraum der zweckmäßigeren Typen beschränkt hätten.

VI. Genovariationen durch Faktorenkombination

Für den praktischen Züchter ist es von geringer Bedeutung, ob eine Neuheit, welche in seinem Material auftritt, eine Modifikation oder eine Mutation darstellt, oder ob sie auf Grund einer Kombination von Erbfaktoren entstand. Ihm kommt es darauf an, Individuen zu erzielen, welche den gestellten Anforderungen nach Möglichkeit entsprechen, die theoretische Seite der Frage findet dagegen bei den wenigsten Praktikern Interesse. Plate nennt Variation durch Kombination der Erbfaktoren Amphimutation im Gegensatz zur Idiomutation, worunter die Mutationen im Sinne von de Vries verstanden werden. Die Beispiele, bei denen eine neue Rasse durch Bastardierung ihren Ursprung nahm, sind zahlreich. So entstanden die rosenkämmigen weißen Italienerhühner aus der Kreuzung einfachkämmige Italiener × Wyandottes. Durch Kombination der Faktoren entstand bei Hühnern der Walnußkamm (Bateson). Derartige Formen züchten, wenn der homozygote Zustand erreicht ist, unbegrenzt rein weiter. Daß die äußeren Eigenschaften bei Bastardierung in weitgehendem Maße ausgetauscht werden und bei den folgenden Generationen vielfach in neuer Zusammenstellung erscheinen können, beruht auf

der schon von MENDEL erkannten Selbständigkeit der Faktoren. Für manche Formen läßt sich ein homozygoter Zustand deshalb nicht erzielen, weil die gewünschte Eigenschaft nur bei Heterozygoten auftritt. Dies ist der Fall bei den blauen Andalusierhühnern (BATESON) und den blaugrauen Schweinen (KRONACHER). Solche Typen züchten niemals rein, vielmehr mendeln stets auch wieder die homozygoten Elternformen heraus.

Der praktische Züchter wie der Mediziner steht bisher den Versuchen, die bei Tier und Mensch beobachteten Vererbungserscheinungen mit den MENDELschen Regeln in Einklang zu bringen, im großen und ganzen mißtrauisch gegenüber. Dies leitet sich daraus her, daß eine glatte Spaltung oft nicht festzustellen ist. Es wäre aber verfehlt, deshalb schon jetzt die Lösung der Frage in dem angegebenen Sinne als hoffnungslos aufzugeben. HAECKER unterscheidet einfach-verursachte Merkmale mit frühzeitig autonomer Entwicklung und komplex-verursachte Merkmale, deren Entwicklung durch mannigfache Korrelationen gebunden ist. Die ersteren weisen klare Spaltungsverhältnisse auf, die letzteren dagegen zeigen häufig die Erscheinung der unregelmäßigen Dominanz und der Kreuzungsvariabilität sowie ungewöhnliche Zahlenverhältnisse.

Eine erste Komplikation bringt die Polymerie (NILSSON-EHLE) d. h. die Erscheinung, daß es offenbar Erbfaktoren gibt, welche die äußeren Eigenschaften im gleichen Sinne beeinflussen können. Quantitative Merkmale, z. B. die Milchleistung der Haustierrassen, beruhen nach KRONACHER wahrscheinlich auf Polymerie. Derartige physiologische Rasseeigenschaften würden also ebenfalls mendeln, wenn auch in sehr komplizierter Weise. PEARL konnte bei Hühnern zeigen, daß die Fruchtbarkeit durch mehrere Erbfaktoren bestimmt wird; daher ließ sich durch geeignete Kreuzung eine maximale Fruchtbarkeit erzielen. Alle derartigen Charaktere sind in ihrem Auftreten stark abhängig von der Lebenslage; ihre oft nicht unerhebliche Modifikationsbreite erschwert daher eine Deutung der Züchtungsergebnisse. Eine wissenschaftliche Analyse der Eigenschaften der Haustierrassen fehlt zur Zeit noch; bei gleicher genotypischer Grundlage sind sie um so mehr identisch, je gleichartiger die Lebenslage ist. In der Praxis beruhen die Begriffe der „Rasse“, „Reinzucht“ und „Kreuzung“ auf Konvention der Züchter; zwei Individuen können wohl bezüglich irgendeines Merkmals genotypisch gleich sein; der Fall wird aber wohl sehr

selten realisiert sein, daß sie bezüglich aller Gene gleich beschaffen sind. Reinzucht ist also in der Praxis meist Paarung von Individuen der gleichen, züchterisch anerkannten Rasse (KRONACHER).

Nach der Theorie müßte bei Kunstrassen eine beliebige Kombination nützlicher Eigenschaften im gleichen Organismus vermittels Kreuzung leicht durchzuführen sein. In Wirklichkeit stehen dem aber oft nicht unerhebliche Schwierigkeiten entgegen. Denn viele der Erbfaktoren erweisen sich als pleiotrop, d. h. sie beeinflussen gleichzeitig mehrere jener Merkmale, welche der menschlichen Beobachtung zugänglich sind. Sie verursachen also in manchen Fällen vielleicht einerseits nützliche und andererseits unerwünschte Eigenschaften. Manche Charaktere werden sich daher nicht miteinander vereinigen lassen, da sie sich durch ihre physiologische Wechselwirkung im Körper ausschließen. Trotzdem hat planmäßige Züchtung bereits zu ausgezeichneten Erfolgen geführt, indem bestehende Rassen in günstigem Sinne umgeformt und neue Rassen geschaffen wurden. Unter keinen Umständen darf hierbei jedoch die Bedeutung der Lebenslage außer Acht gelassen werden, denn wenn eine erwünschte Eigenschaft in einem Milieu auftreten kann, so ist damit noch nicht gesagt, daß sie auch in dem Milieu jener Rasse erscheinen muß, auf welche diese Eigenschaft übertragen werden soll. Die Kulturrassen entstanden in ihrem jetzigen Phänotypus 1. durch Selektion derjenigen Genotypen, welche hinsichtlich eines oder mehrerer Merkmale persönlich und zugleich durch Nachwirkung auf die gegebene Lebenslage optimal reagierten und 2. durch Kreuzung verschiedener Rassen, durch welche unter Umständen günstige Merkmale in einem Stamm vereinigt wurden. GOLDSCHMIDT (1920a) führt die Abweichungen der verschiedenen geographischen Rassen von *Lymantria dispar* auf differente Faktorenquantitäten zurück; er zeigte, daß die eine Serie von Kombinationen normale Resultate liefert, während andere Kombinationen eine völlige Störung der Physiologie der Geschlechtsdifferenzierung verursachen.

Polymerie birgt die Gefahr der „Rückschläge" in sich, wenn die betreffende Rasse längst für „reingezüchtet" gehalten wurde. KRONACHER warnt daher vor Überschätzung der Stammtafeln. War man früher mit GALTON der Meinung, daß sich der Einfluß der Ahnen progressiv abschwächt, so hält man seit Wiederentdeckung der MENDELschen Regeln diese Ansicht nicht mehr im früheren Sinne für zutreffend. Die Erbfaktoren können, für den

Beobachter latent, durch viele Generationen mitgeführt werden, bis eine günstige Kombination sie wieder zur Manifestation bringt. Eine solche Latenz von Faktoren bezeichnet TSCHERMAK als Kryptomerie. Derartige Erscheinungen verlieren das Ansehen des Unerklärlichen, wenn wir die äußeren Eigenschaften als das Produkt von Reaktionen mehr oder weniger zahlreicher Faktoren auffassen. Nur unter Anwesenheit aller notwendigen Faktoren kann eine bestimmte Reaktion sich vollziehen. Vielleicht kommen so sämtliche Atavismen zustande.

Von der gleichen Basis aus läßt sich das Erscheinen von Kreuzungsnova dem Verständnis näher bringen. Am bekanntesten sind die Neuheiten, welche bei Bastardierung verschiedener Mäuserassen herausspringen können. CUÉNOT kreuzte z. B. eine wildfarbene mit einer weißen Maus; in F_2 zeigten sich dann neben den Elterntypen schwarze Tiere; das Zahlenverhältnis war 9 : 4 : 3. $^1/_3$ der schwarzen Individuen züchtete konstant weiter, während sich $^2/_3$ derselben als heterozygot erwiesen, indem sie im Verhältnis 3 : 1 in schwarze und weiße Individuen weiterspalteten. Das Auftreten der schwarzen Tiere wird in der Weise erklärt, daß dem weißen P-Individuum der C- und G-Faktor fehlte, während der N-Faktor bei ihm vorhanden war, aber sich nicht manifestieren konnte. Durch die graue Maus wurde der fehlende C- und G-Faktor eingeführt; die schwarzen Tiere hatten dann die Zusammensetzung CCggNN resp. CcggNN. Tiere mit der ersteren Formel züchteten rein, diejenigen mit der letzteren spalteten.

Weitere von CUÉNOT und anderen Untersuchern ausgeführte Bastardierungen ergaben entsprechende, zum Teil viel kompliziertere Resultate. Wegen der Einzelheiten kann ich auf die Lehrbücher der Vererbungslehre verweisen. Ebenso Kreuzungsnova sind z. B. der Walnußkamm bei Hühnern (BATESON) und die *var. weismanni* von *Aglia tau*, welche STANDFUSS durch Paarung der Varietäten *ferenigra* und *melaina* erzielte. In diesem Zusammenhang ist es bemerkentwert, daß nach DE VRIES der bekannte amerikanische Pflanzenzüchter BURBANK keinen Fall kennt, in dem ein Kreuzungsnovum entstanden wäre. Eine neue Eigenschaft wurde von ihm stets an einer wildwachsenden oder vergessenen Form entdeckt und dann durch Kreuzung auf seine Kunstrassen übertragen.

Sehr interessante Ergebnisse veröffentlichte HERIBERT-NILSSON (1918) über die Kreuzung verschiedener *Salix*-Arten. Die F_1-Exemplare waren in der Regel habituell intermediär und zwar entweder

bezüglich aller Charaktere oder mosaik-intermediär, indem die einen Merkmale dem einen, die anderen dem anderen Elter zuneigten. Vollständige Dominanz wurde bei keiner Art konstatiert, höchstens fast vollständige. F_1 war habituell meist ziemlich gleichförmig. Kleine Differenzen ergaben sich daraus, daß die Eltern infolge der Diöcie nicht immer bezüglich sämtlicher Gene homozygot waren; selten zeigten sich stärkere Verschiedenheiten. Morphologisch gleiche oder ähnliche Merkmale müssen nicht genotypisch identisch sein; denn es erwies sich z. B., daß die Kahlheit der Blätter bei der einen Art über Behaarung dominierte, bei der anderen Art rezessiv war. Diese Erscheinung findet ein Gegenstück darin, daß bei Mäusen die weiße Farbe auf ganz verschiedener genotypischer Grundlage zustande kommen kann. Partielle Behaarung der Blätter ist bei *Salix* nicht etwa der heterozygote Zustand zwischen Behaarung und Kahlheit, sondern ein selbständiges Merkmal.

Artunterschiede können durch eine auffallend geringe Zahl an Faktoren hervorgerufen werden; die Variabilität ist eine größere oder geringere, je nachdem die gekreuzten Arten identische oder verschiedene Faktoren besitzen. Der gleiche Faktor beeinflußt nicht selten mehr oder weniger alle Merkmale des Individuums; Heribert-Nilsson spricht dann von diffuser Wirkung der Gene.

Manche Autoren bezeichnen als „Konstruktion“ die Erscheinung, daß eine Eigenschaft von der Anwesenheit mehrerer Erbfaktoren abhängig ist. Gibt es aber Eigenschaften, die nur von einem einzigen Faktor verursacht werden? Selbst im denkbar einfachsten Falle hängt das Zustandekommen z. B. einer Blütenfarbe von mehreren Faktoren ab, nämlich 1. von dem Farbfaktor und 2. von der Blüte, welch letztere sich ihrerseits aus einer ganzen Anzahl Faktoren zusammensetzt. Die Bezeichnung der Gene geschieht immer nur nach rein phänotypischen Gesichtspunkten; dabei wird oft mehr oder minder willkürlich der eine oder andere Faktor als der für eine Reaktion wesentlichste hingestellt. Eigenschaften, die ein bestimmtes Organ betreffen, können bei *Salix* sehr kompliziert zusammengesetzt sein. Habitus und physiologische, für das Leben wichtige Eigenschaften hängen oft vom gleichen Faktor ab.

Bei der Kreuzung *Salix viminalis* × *caprea* spalteten Blattlänge und Blattbreite unabhängig voneinander. Für die letztere wurden zwei, für die erstere ein Faktor festgestellt. Der eine

Breitenfaktor ruft eiförmige, der andere umgekehrt eiförmige Gestalt hervor; bei Anwesenheit beider kommt ein Kompromiß zustande. Die beiden Breitenfaktoren sind auch wichtig für die Lebensfähigkeit, denn Anomalien, die manche Individuen zeigen, müssen wohl auf das Fehlen des einen Breitenfaktors zurückgeführt werden. Unabhängig von der Blattform spaltete die Haarigkeit. Weitere mendelnde Charaktere waren unter anderem Form der Ähren und Zeit des Blühens. Kombinationen, die gegen das Befallen durch *Melampsora* stärker empfindlich sind als die Eltern, die sich also als nicht so gut an den Kampf ums Dasein angepaßt erweisen wie diese, sind nach HERIBERT-NILSSON wohl im Versuchsgarten, aber nicht in der Natur existenzfähig. Aus manchen Kreuzungen wurden nur kümmerliche oder gar keine Nachkommen gezeitigt, während dagegen in anderen Fällen die Bastarde mindestens ebenso kräftig wie die Eltern waren. Nicht die systematische Verwandtschaft entscheidet über das Gelingen einer Kreuzung, sondern die faktorielle Zusammensetzung der Eltern. Entweder können die zusammengeführten Faktoren miteinander reagieren oder sie können dies nicht. Bei einzelnen Arten überwiegen sogar die Bastarde, was Anlaß zu dem nicht enden wollenden Streit der Salikologen gegeben hat.

Gelegentlich ergaben sich bei den Versuchen von HERIBERT-NILSSON Kreuzungsnova; ohne Kenntnis ihrer Entstehung wäre es oft unmöglich gewesen, dieselben richtig einzuordnen. Nach morphologisch-systematischer Beurteilung hätte man sie von ganz anderen Arten als den wahren Eltern ableiten müssen; unter Umständen lassen sich aber die betreffenden Arten gar nicht miteinander paaren. Mit Leichtigkeit hätten sich mit Hilfe der neuen Typen „Evolutionsserien“ aufstellen lassen; es zeigt sich an diesem Beispiel, wie verfehlt Spekulationen über phylogenetische Verwandtschaft und Artbildung bei rein morphologischer Betrachtung sein können.

Es ist ernstlich in Erwägung zu ziehen, ob nicht manche als Mutationen beschriebene Variationen auf Kombination von Erbfaktoren zurückgeführt werden müssen. Der bekannteste hierher gehörige Fall ist *Oenothera*, deren Arten nach neuerer Auffassung komplizierte Polyhybride sind. Gelegentlich wird der Vermutung Raum gegeben, daß Bastardierungen auf Mutationen auslösend wirken können. MORGAN betont allerdings, daß dies für *Drosophila* nicht in Betracht kommt.

Früher war man von der **Konstanz der Bastarde** überzeugt. Später suchte man die diesbezüglichen Angaben in der Weise auszulegen, die älteren Autoren hätten nur eine „durchschnittliche Konstanz" gemeint. Daß neu entstandene homozygote Kombinationen rein weiterzüchteten, war im Lichte der MENDELschen Entdeckungen selbstverständlich. NILSSON-EHLE und LANG erklärten für nur scheinbar konstant alle anderen als solche bezeichneten Bastardrassen; die Konstanz z. B. hinsichtlich der Ohrenlänge von Kaninchen soll durch Polymerie vorgetäuscht sein.

Ganz neues Licht wirft auf die Frage nach der Auslösung von Mutationen durch Bastardierung und auf diejenige nach der Konstanz der Bastardrassen die 1918 erschienene Publikation von TOWER. In einem Kreuzungsexperiment zwischen zwei verschiedenen Arten von *Leptinotarsa* zeigten sich 41 Einzelcharaktere, welche sich alternativ verhielten und zum Austausch fähig waren. Diese hätten viele tausend verschiedene Klassen von Gameten und eine ungeheuer große Zahl verschiedener Zygoten ergeben müssen. Es trat jedoch nur eine geringe Zahl von Kombinationen auf, da die Mehrzahl der „Agentien" miteinander gekoppelt ist („agents" nennt TOWER die in den Gameten befindlichen chemischen Stoffe, welche den äußeren Eigenschaften des fertigen Organismus zugrunde liegen).

Bisher scheint die Rolle der Umwelt des Keimplasmas für das Zustandekommen resp. Nichtzustandekommen mancher Kombinationen, Dissoziationen und Substitutionen des einen Agens durch das andere nicht genügend gewürdigt worden zu sein. Manche Bedingungen (z. B. der Zustand des Gewebes und der Flüssigkeiten, welche bei Organismen mit innerer Befruchtung die Gameten umgeben) sind vielleicht für die eine oder andere Reaktion in dem Grade ungünstig, daß dieselbe nicht ablaufen kann. Hiermit hängt das Problem des **Dominanzwechsels** eng zusammen. Der Austausch der Charaktere geschieht nach TOWER in den Gameten nicht auf Grund morphologischer, sondern chemischer Vorgänge. Er stellt sich also vor, daß, wenn zwei verschieden beschaffene Gameten sich vereinigen, unter Umständen auf Grund chemischer Affinitäten ein Austausch von Teilen dieser Gameten stattfinden kann. Die Kreuzung aus der Natur stammender Arten ergab einerseits das für Monohybriden bekannte Resultat, wo in F_2 die Elternarten wieder rein herausspalten. Andererseits geschah es bei Kreuzung der gleichen Arten mit dritten Arten, daß ein, zwei oder zahl-

reiche Charaktere ausgetauscht wurden. Auf diesem Wege konnten neue Typen entstehen, welche bei Verlust des einen Teils der Eigenschaften der beiden Stammarten sich in mehr oder weniger komplizierter Weise aus einer Kombination der übrigen Eigenschaften zusammensetzten. So weist die Kreuzung *Leptinotarsa signaticollis* × *diversa* ein einfaches monohybrides Verhalten auf, ohne Austausch von Charakteren, während beide Arten in anderen Kreuzungen Austausch von Charakteren zeigen. Die Kreuzung *diversa* × *decemlineata* ergab in F_1 eine uniforme Nachkommenschaft, welche während der folgenden Generationen konstant blieb. Es war hier eine feste Kombination entstanden, welche sich aus Elementen beider Eltern zusammensetzte und welche sich nicht wieder trennen ließ. Dissoziierbarkeit und Austausch der Charaktere sind also bei *Leptinotarsa* Vorgänge, die nicht ein für allemal in bestimmtem Sinne festliegen, sondern sie können je nach der Beschaffenheit der beiden Gameten, welche zusammengeführt wurden, und je nach der Umwelt des Keimplasmas vor sich gehen oder unterdrückt werden. Nach dieser Vorstellung vollziehen sich also die Reaktionen im Keime prinzipiell nicht anders als die Reaktionen bei anorganischen Körpern, deren Ablauf einerseits von der Natur dieser Körper und andererseits von den äußeren Bedingungen bestimmt wird. Auf Grund solcher Ergebnisse scheint es unmöglich, irgendwie scharf umrissene feste Einheiten anzunehmen, wie bisher gemeinhin die Erbfaktoren aufgefaßt wurden. Bei *Leptinotarsa signaticollis* verhält sich im Kreuzungsexperiment bald die ganze Zeichnung des Pronotums wie eine Einheit, bald erweisen sich einzelne Teile derselben als solche. Innerhalb der Gameten sind also keine festen und diskontinuierlichen Einheiten vorhanden, sondern nur Reaktionssysteme von verschiedener Größe, welche gegebenenfalls zu endloser Teilung befähigt sind. Diese Teilung ist abhängig von der Natur des Materials und des Mediums zur Zeit der Kombination. Zum Zwecke der Beschreibung kann man die einzelnen Teile der Systeme, welche sich äußerlich in den Eigenschaften manifestieren, benennen; damit soll aber nicht gesagt sein, daß es sich um tatsächliche feste Einheiten handelt. *Leptinotarsa signaticollis*, mit *undecimlineata* gekreuzt, zeigt Austausch von Charakteren mit dieser Art; jedoch tritt kein solcher Austausch von Charakteren bei der Kreuzung *signaticollis* × *diversa* auf; im letzteren Falle funktionieren die ganzen Gameten also als Einheiten. Bei der erstgenannten Kreuzung erfolgt Austausch von Farbflecken

und Körperfarbe der Larven, bei bestimmten Kombinationen auch von Antennencharakteren, von Flecken des Pronotums und Eigentümlichkeiten des Körperbaus des erwachsenen Tieres.

Auf die Bedeutung, welche der im Einklang mit dem Milieu variierende Ac-Faktor bei manchen Kreuzungen besitzt, wurde schon weiter oben hingewiesen (S. 6). Das Ergebnis der einen Towerschen Versuchsserie mit den Arten *signaticollis* und *diversa* läßt sich kurz folgendermaßen zusammenfassen: Durch die Umlagerungen des V-Bestimmers waren außer homozygoten *signaticollis* und *diversa* insgesamt 8 verschiedene Typen entstanden. Von diesen stellt die eine eine neue rein züchtende homozygote Rasse dar (mit Pu — Elp als Einheit); zwei Rassen waren dem Augenschein nach *signaticollis*, in Wahrheit jedoch *diversa*, trugen den V-Bestimmer in verschiedener Stellung und züchteten unbegrenzt rein weiter; die eine von diesen beiden Rassen war homozygot, die andere heterozygot (daher verkappt heterozygot genannt). Die 5 übrigen Nachkommentypen waren heterozygot und züchteten nicht konstant. Tower führt die Umlagerungen des V-Bestimmers auf chemische Affinitäten zurück. Bei weniger eingehender Analysierung wären die Abweichungen vom Vererbungsschema wohl für Mutationen und für den Ausgangspunkt neuer Elementararten gehalten worden. Danach kann in freier Natur eine einwandernde Art durch Kreuzung eine einheimische genotypisch verändern, ohne daß dies bei derselben im Phänotypus zum Ausdruck kommt, ähnlich wie bei den verkappten Heterozygoten des Experiments. Reinzüchten ist mithin noch kein Kriterium für Homozygotie. Bemerkenswert sind die Beziehungen, welche sich hier zu den „Mutationen" von *Oenothera* ergeben; darüber spricht sich Tower nicht aus, inwieweit seine 1906 veröffentlichten Befunde über Mutationen von den neueren Ergebnissen berührt werden.

Bei weiteren Versuchen ließ Tower zwei verschiedene Milieus, die er Klima X und Y nennt, auf die Käfer einwirken. Dieselben waren imstande, den Phänotypus der Kreuzungsprodukte wesentlich zu beeinflussen. Wenn die Kreuzung *signaticollis* × *diversa* mit den Werten Ac^{40} resp. Ac^{60} bei Klima X vor sich ging, so resultierten in F_1 keine intermediären Tiere, sondern bereits hier verkappte Heterozygoten, welche konstant weiterzüchteten. Bei Einwirkung des Klimas Y auf ebendieselbe Kreuzung ergab F_1 50 % intermediäre Tiere und 50 % verkappte Heterozygoten, von denen die ersteren in F_2 aufspalteten, die letzteren bezüglich der

Färbung konstant blieben und nur hinsichtlich der Körperform aufmendelten. Es genügte, die verschiedenen Klimaarten auf die Eltern während des Wachstums der Keimzellen einwirken zu lassen, um bei dem einen Eisatz die eine, bei dem nächsten die andere Zusammensetzung der Nachkommenschaft zu erzielen. War der Wert für Ac bei den Elternarten gleich, so ergaben sich bei Klima X und Y Zahlen wie bei monohybrider Spaltung; in F_2 spalteten die Stammarten unverändert heraus. Je mehr sich die Werte für Ac bei den zu kreuzenden Arten näherten, desto mehr näherte sich der Vererbungsmodus diesem letzteren normalen Schema.

Die Kreuzung *signaticollis* × *undecimlineata* ergibt ein trihybrides Verhalten, wenn bei beiden Elternarten Ac^{60} vorliegt. In F_1 kann die Dominanz je nach den Bedingungen des Milieus mehr oder weniger abgeändert werden. In F_2 dominieren stets die Eigentümlichkeiten von *undecimlineata*, hier zeigt sich echte trihybride Spaltung, nur daß die drei alternierenden Merkmalspaare sich nicht gleichzeitig manifestieren, sondern nacheinander im 2. und 3. Larvenstadium und beim erwachsenen Tier auftreten. Unter den in F_2 erscheinenden Kombinationen sind 8, welche homozygot sind und unbegrenzt konstant weiterzüchten. Sie weichen durch Verschiedenheiten in den einen oder anderen Entwicklungsstadien voneinander ab. Der Systematiker, welcher diese Kombinationen in freier Natur finden würde, müßte jede derselben als besondere Art beschreiben; Tower meint, daß manche Art, welche wie z. B. bei den Culiciden auf Grund von Abweichungen in den Larvenstadien aufgestellt wurde, vielleicht durch Bastardierung entstanden ist.

War der Wert für Ac bei den gekreuzten Elterntieren verschieden, so ergibt F_1 zur Hälfte Tiere von intermediärem Typ, die in der nächsten Generation aufmendeln, und zur Hälfte Individuen, welche äußerlich wie *undecimlineata* erscheinen und unbegrenzt rein züchten; bei diesen letzteren hat Ac den Wert 70—98 angenommen. Außerdem ergibt diese Rasse nur eine Generation im Jahr, während die beiden Elternarten in der gleichen Zeit deren zwei aufweisen. Dieser neue *undecimlineata*-Typ wurde an mehreren Orten Amerikas ausgesetzt und vertrug die verschiedensten Bedingungen ausgezeichnet; er blieb dabei völlig konstant. Der neue Fortpflanzungszyklus schützt ihn außerdem vor Vermischung. Daß es sich trotzdem auch hier um verkappte Heterozygoten handelt, ging aus Körpermessungen hervor, mit

deren Hilfe sich Tiere von *undecimlineata-*, *signaticollis-* und intermediärer Körperform unterscheiden ließen. Nur bei Einwirkung einer ganz bestimmten Kombination von Milieubedingungen, welche derjenigen in der Wüste ähnlich ist, auf die P- und F_1-Generation konnten bei der Kreuzung verkappte Heterozygoten × reine *undecimlineata* in F_2 bei manchen Individuen wenigstens die Larveneigentümlichkeiten von *signaticollis* zum Wiedererscheinen gebracht werden. Bei einer anderen Kombination äußerer Bedingungen konnten dann bei einer Anzahl Exemplare auch die Charaktere der erwachsenen Individuen von *signaticollis* wiedererweckt werden. Solche Tiere züchteten rein als *signaticollis* weiter.

Wurde *signaticollis* mit *undecimlineata* (Ac 38—40 resp. 62) bei Einwirkung extrem schwankender Milieubedingungen gekreuzt, so traten in F_1 50 % normale Heterozygoten auf, dazu zwei Formen verkappter Heterozygoten, von denen die eine der einen Elternart, die andere der anderen glich, jede an Zahl etwa 25 %. Die beiden Typen verkappter Heterozygoten züchteten rein weiter; ihre wahre Natur wurde nur durch biometrische Analyse erschlossen. Von besonderem Interesse ist die im Verlauf dieser Experimente erfolgte Erzeugung dreier Kategorien von Heterozygoten, die sich phänotypisch unterscheiden, genotypisch nicht, oder doch nur insofern, als sie die gleichen Bestimmer aufweisen, welche aber in verschiedener Weise miteinander verbunden sind. Zwei von diesen Rassen züchteten rein, ließen sich aber auch wieder in die Ausgangstypen zerlegen. Waren Temperatur und Feuchtigkeitsgehalt hoch, Verdunstung und Luftbewegung gering, so ergab *undecimlineata*-♀ × *signaticollis*-♂ (nicht die reziproke Kreuzung!) in F_1 Nachkommen von reinem *undecimlineata*-Typ, welche konstant weiterzüchteten. Solche Zuchten erwiesen sich als verkappte Heterozygoten. Die Kreuzungen *signaticollis* × *undecimlineata* ergaben unter den verschiedenen Bedingungen insgesamt 10 rein züchtende Rassen, von denen 8 homozygot, 2 heterozygot waren.

Leptinotarsa diversa und *decemlineata* unterscheiden sich in vielen Charakteren und insbesondere in der Wahl der Futterpflanze, und auch eine derartige Spezifität wird bei Bastardierung auf die Nachkommenschaft übertragen. Nur zweimal gelang die Kreuzung zwischen diesen Arten und zwar jedesmal zwischen einem *decemlineata*-♀ und einem *diversa*-♂. Die *decemlineata*-Tiere stammten aus der 12., die *diversa*-Tiere aus der 9. Generation reiner Zuchten.

Die Bastarde blieben bis in F_6 uniform; sie waren deutliche, aus den Charakteren der Stammarten zusammengesetzte Mischformen; bezüglich Körperform und Zeichnung folgten sie der Mutter, hinsichtlich der Wahl der Futterpflanze und der Dauer der Ontogenese dem Vater. Bei der Kreuzung der neuen Form mit *decemlineata* gelang es nicht, diese neue Kombination zu brechen; sie sowie reine *decemlineata* mendelten in F_2 heraus. Es läßt sich also denken, daß auf diesem Wege bei einer Kreuzung in freier Natur eine neue konstante Bastardart entstehen kann. Betont muß werden, daß es sich hier nicht um verkappte Heterozygoten handelt, sondern um einen neuen homozygoten Typ.

Bei der Bastardierung *decemlineata* × *oblongata* war schon F_1 nicht einheitlich heterozygot; bereits in dieser Generation sind 9 verschiedene Haupttypen von Bastarden zu unterscheiden. Es fanden sich solche mit *decemlineata*-, *oblongata*- und intermediärer Körperform. Individuen, bei denen die *oblongata*-Form dominierte, erwiesen sich als heterozygot und untereinander bezüglich der gametischen Zusammensetzung vielfach als sehr verschieden. Geschieht die Kreuzung der Elternarten unter konstanten äußeren Bedingungen, so findet bei den Bastarden ein Austausch von nur wenigen Charakteren statt, bei wechselnden Milieuverhältnissen vollzieht sich dagegen eine weitgehende Zerlegung der andernfalls als Einheiten operierenden Charaktere und ein Austausch der so entstandenen kleineren Einheiten. Die Zahlen in F_1 und F_2 waren im allgemeinen sehr kompliziert; je mehr in den folgenden Generationen ein homozygoter Zustand erreicht wurde, um so geringer wurde bei Kreuzung der neugebildeten Typen die Zahl der einzeln operierenden Einheiten; meist handelte es sich dann um einen mono- und dihybriden Vererbungsmodus. Man könnte sich vorstellen, daß ähnliche Erscheinungen auch bei der Entstehung und Konsolidierung domestizierter Rassen mitspielen.

Über die Fruchtbarkeit gekreuzter Arten kommt TOWER zu folgenden allgemeinen Schlüssen: 1. dieselbe ist direkt proportional der größeren oder geringeren Ähnlichkeit des Ac-Bestimmers. 2. Die in F_2 erzüchteten reinen Typen der Stammarten weisen unter sich und mit diesen völlige Fruchtbarkeit auf, auch wenn die Fruchtbarkeit der reinen Elternarten untereinander eine beschränkte ist. 3. Individuen, welche die gleiche Art repräsentieren, ihrer Abstammung nach aber insofern verschieden sind, als sie den aus ungleichnamigen Kreuzungen extrahierten Typ der

Elternarten darstellen, besitzen untereinander nicht die gleiche Fruchtbarkeit wie Tiere, die aus gleichnamigen Artkreuzungen extrahiert wurden.

Die Rasse, welche aus der Kreuzung *diversa* × *decemlineata* hervorging, erwies sich als völlig resp. fast völlig steril mit anderen Arten, war mithin von diesen physiologisch weitgehend isoliert. Eine derartige Rasse nimmt also nicht von einem einzigen Individuum, sondern von einer ganzen Gruppe solcher ihren Ursprung. Sie ist, sowie sie erscheint, in ihren spezifischen Eigentümlichkeiten völlig fertig, entsteht also nicht durch akkumulative Wirkung der Selektion und Überleben der Passendsten.

In diesem Zusammenhange sei auf die Resultate von Ghigi bei Bastardierung von Fasanen hingewiesen (zitiert nach Haecker 1918). Auch hier wurde keine derartige Variabilität beobachtet, wie sie für echte Mendelspaltung typisch ist. Vielmehr zeigte sich bei beständiger Rückkreuzung der Bastarde mit der einen Stammart ein geradliniger, von Generation zu Generation fortschreitender Umwandlungsprozeß; eine Deutung dieses Befundes durch Faktorenkombination dürfte auf Schwierigkeiten stoßen.

Neuerdings sind einige Autoren geneigt, auch manche in der Natur gefundene Variationen auf Faktorenkombination zurückzuführen. Schon Korschinsky sprach den Gedanken aus, daß die Hauptmasse der vorhandenen Variationen durch Hybridation entstanden sei. Stresemann (1919) stellte die Theorie auf, daß die Variabilität der Schwanzmeisen (*Aegithalos caudatus*) durch Bastardierung verschiedener Rassen hervorgerufen werde. Es können sich dabei keine konstanten Zwischenformen entwickeln; selbst aus einer durch ungezählte Generationen fortgesetzten Vermischung geht hier kein einheitlicher Typ hervor; immer wieder treten einerseits Rückschläge zu den Stammformen auf, während andererseits ein großer Teil der Individuen die Merkmale der verschiedenen Elternformen zur Schau trägt.

Es ließe sich vorstellen, daß in manchen Fällen Selektion eine wirksame Rolle bei Verteilung der Biotypen übernimmt. Dann müßte es durch Kreuzung der extremen Rassen gelingen, stets wieder den ganzen Formenreichtum hervorzurufen. Nach Plate sollen bei den *Cerion*-Landschnecken die verschiedenen Schalencharaktere auf voneinander unabhängige Erbeinheiten zurückgehen. Dieser Forscher macht darauf aufmerksam, daß durch Kreuzung die Zwischenformen gelegentlich vielleicht später entstanden sind

als die Arten. TOWER unterscheidet innerhalb der Art *Leptinotarsa multitaeniata* hinsichtlich der Zeichnung des Pronotums 12 Primärbiotypen, die in ihrer Variabiliät ineinander übergreifen, jedoch unbegrenzt rein weiterzüchten. Die einzelnen Biotypen bleiben bei unveränderten äußeren Bedingungen ohne Selektion, nur durch Isolation konstant. Bei Veränderung des Milieus variieren einige der Biotypen stark und greifen weit ineinander über; der Grad der Variabilität ist bei den verschiedenen Biotypen verschieden. Daß die Biotypen etwas tatsächlich Gegebenes, mit analytischen Methoden Erfaßbares sind, steht für TOWER fest. Er sieht in ihnen jedoch keine festen Elementareinheiten, sondern faßt sie auf als momentane Pausen in den beständigen Vorgängen der Rekombination, welchen eine jede Organismengruppe unablässig unterworfen ist.

In einer Population von *multitaeniata* kann man durch Selektion leicht eine extreme Rasse schaffen, dagegen ist es unmöglich, auf diesem Wege den einen Biotypus in einen anderen zu verwandeln; wohl aber läßt sich innerhalb des Biotypus die Variabilität an der Plus- oder Minusgrenze halten, solange eine Selektion ausgeführt wird, woraus hervorgeht, daß die unterschiedenen 12 Biotypen noch nicht letzte Einheiten darstellen. Eine Umwandlung von Biotypen kann durch Einführung eines neuen Bestimmers erfolgen; so kann z. B. der *multilineata*-Formbestimmer den Biotyp 1 der Pronotumfärbung in die Biotypen 9—12 abändern usw. In der Natur findet eine beständige und unbegrenzte Kombination der Faktoren und Bestimmer statt; aus dieser Mischung gehen immer wieder ganz bestimmte Typen von Farbmustern hervor, so daß an jeder Lokalität eine in bestimmten Grenzen variierende Population vorliegt.

In seiner ersten Veröffentlichung hatte TOWER Gruppenvariabilität (place variation) und geographische Variation als Produkt der wechselnden Umweltsbedingungen gekennzeichnet. Die neueren Untersuchungen (1918) bestätigen und ergänzen die früheren Angaben. Es wurden Populationen von *multitaeniata* und *undecimlineata* in freier Natur von einem Milieu in ein anderes übertragen; dann ließ sich feststellen, daß Biotypen, die in einer Population am ursprünglichen Standort nicht darin steckten, auch am neuen nicht zu finden waren. Selbst eine einheitlich erscheinende, nicht in Lokalrassen geteilte, sog. gute Art muß also nicht an allen Punkten ihres Verbreitungsgebietes genotypisch

gleich sein. Warum das Genotypengemisch an der einen Lokalität ein anderes ist als an der anderen, diese Frage konnte bisher noch nicht in Angriff genommen werden.

Ganz verschieden ist die Beurteilung, welche die Bastardierung hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Evolution von seiten der verschiedenen Autoren erfährt. Nach PALLAS ist dieselbe die alleinige Ursache der Formbildung. Ähnlich urteilt LOTSY, da nach ihm die Arten bis auf Verlustmutationen und Kombinationen konstant sind. TOWER vertritt den Standpunkt, daß eine Kombination bereits vorhandener Charaktere gelegentlich sehr wohl zur Entstehung lebensfähiger Arten führen kann. Nach CORRENS spielt Hybridation nur eine untergeordnete Rolle. HERIBERT-NILSSON gibt zu, daß Genotypenbildung durch Kreuzung möglich sei; ob solche Vorgänge aber auf die Evolution Einfluß gewinnen können, ist ihm sehr fraglich.

Im Abschnitt über die Mutationen wurden Vorgänge aufgezeigt, welche sich mit weit größerer Wahrscheinlichkeit auf spontane Abänderungen der Reaktionsnorm als auf eine Faktorenkombination zurückführen lassen. Jene Auffassung entbehrt also bisher durchaus der Grundlage, daß die Erbfaktoren völlig unveränderte Größen seien. Abänderungen des Genotypus ergeben sich daher nicht bloß aus der verschiedenen Kombination des von Anbeginn an Vorhandenen; wir müssen vielmehr annehmen, daß auch eine tatsächliche Umformung der Erbmasse möglich ist. Solche Umgestaltungen geschehen nach der hier vertretenen Auffassung nicht durch übernatürliche Kräfte, sondern infolge Umlagerungen chemischer Körper innerhalb der lebendigen Masse, welche auf Grund chemischer Affinitäten vor sich gehen.

VII. Bisherige Ergebnisse und Zukünftiges

Daß bei Tieren und Pflanzen Eltern und Nachkommen stets wieder der gleichen Art angehören, daß also z. B. aus dem Ei einer Weinbergschnecke stets wieder eine solche hervorgeht, erschien, weil tausendfältig beobachtet, dem Menschen als selbstverständlich. Die Weitervererbung bestimmter Eigentümlichkeiten wurde dagegen als ein Übertragungsvorgang aufgefaßt. Nicht aber das oft erstaunlich wirkende Wiedererscheinen dieses oder jenes besonderen Merkmals bei späteren Generationen bedarf in erster Linie der Aufhellung, sondern zunächst ist vor allem die Frage

zu klären, wodurch die Konstanterhaltung der Art von einer Generation zur anderen gewährleistet wird.

Was ist Vererbung? Nicht etwa die phänotypische Übereinstimmung von Eltern und Nachkommen. Auch nicht das gleichzeitige Auftreten des identischen Phänotypus und Genotypus bei diesen. Der Phänotypus ist aus der Definition gänzlich zu eliminieren; wir bezeichnen also Vererbung lediglich als die genotypische Übereinstimmung aufeinander folgender Generationen. Der Vererbungsvorgang kann gestört werden einerseits durch Spaltungen bei Heterozygoten, also durch Faktorenkombinationen, andererseits durch Mutationen. Nur scheinbare Störungen sind die reinen Phänovariationen. Übertragung selbstproduzierter und artfremder Stoffe ruft das Bild der Scheinvererbung hervor.

Es wurde bereits weiter oben ausgeführt, daß die Unterscheidung in milieubedingte und genotypisch bedingte, in erbliche und nicht erbliche Merkmale nur verwirrend wirken kann. Ein Beispiel möge dies verdeutlichen. Lebenslage 1—4 seien 4 verschiedene Milieus; den Ausgangspunkt der Erörterung bilde ein Individuum vom Genotypus A, welches in der Lebenslage 1 den Phänotypus a zeigt. Durch die Lebenslage 2 wird bei der folgenden Generation der Genotypus mutativ in B und dadurch der Phänotypus in b verwandelt. Ein Merkmal X, welches für den Phänotypus b charakteristisch ist, wird nun erblich genannt, 1. wenn in den weiteren Generationen trotz Wiederauftretens der ursprünglichen Lebenslage 1, oder 2. wenn trotz des Entstehens der Lebenslage 3 der Phänotypus b und mit ihm dieses Merkmal X wiederkehrt. Der Phänotypus b möge die ins Auge gefaßte Rasse viele Generationen hindurch auszeichnen, dann aber soll sich durch eine neue Lebenslage 4 der Phänotypus b in c verwandeln; würden da nicht viele Autoren die zu b gehörigen Merkmale als „ererbte Eigenschaften“ und die für c charakteristischen als deren „Modifikationen“ bezeichnen? Es gibt immer noch Forscher, die, wenn eine Konstellation von Lebenslagefaktoren ausfindig gemacht wird, welche die bisher als „erblich“ erscheinenden äußeren Eigenschaften zum Verschwinden bringt, die letzteren dann vom Range „erblicher Merkmale“ zu dem „nicht erblicher“ degradieren.

Die Lebenslage 4, welche auf Grund des Genotypus B den Phänotypus c hervorrief, möge mehrere Generationen hindurch anhalten; dann wird hinsichtlich der Merkmale von c wohl auch fälschlicherweise von Scheinvererbung gesprochen. Wollte man

aber konsequent sein, so dürfte man schließlich überhaupt keine Merkmale anerkennen, die nicht durch Scheinvererbung zustande kämen. Denn durch irgendeine Lebenslage wird sich jede äußere Eigenschaft irgendwie verändern lassen und „ohne Lebenslage“ kann keine solche entstehen.

Endogene Phänovariationen (WOLTERECK) entstehen durch rhythmische Änderungen der Reaktionsweise. Letztere spielen sich einerseits im Verlauf der Ontogenese ab; so kommen die verschiedenen auseinander hervorgehenden Stadien der individuellen Entwicklung zustande. Andererseits können sich z. B. bei *Daphnia* von einer Generation zur anderen Reaktionsänderungen ergeben, welche in aufeinanderfolgenden Generationen die Phänotypen a′, a″, a‴ usw. entstehen lassen. Milieuänderungen unterstützen entweder die Wirkung der sich wandelnden Reaktionsweise oder hemmen sie.

Bei Individuen, welche genetisch voneinander unabhängig sind, kann eine Identität des Phänotypus auf verschiedene Weise zustande kommen. Sind Genotypus und Lebenslage während der für Keimzellen und Soma gültigen sensiblen Periode gleich und arbeitet die von den Vorfahren herstammende Nachwirkung in gleicher Richtung, so muß unter allen Umständen der Phänotypus der gleiche sein. Dasselbe Resultat kann eventuell vorliegen, wenn entweder nur Genotypus oder Lebenslage identisch ist; es läßt sich sogar vorstellen, daß gelegentlich eine phänotypische Übereinstimmung durch zufällige besondere Reaktionsweise erreicht wird, selbst wenn Genotypen und einwirkende Lebenslagen gleichzeitig differieren. Dagegen kann der Phänotypus verschieden ausfallen schon allein durch Nachwirkung und ferner durch Abweichungen des Genotypus und der Lebenslage.

Entsprechend erscheint der gleiche Phänotypus bei Eltern und Nachkommen, wenn Genotypus und Lebenslage während der sensiblen Periode gleich ist und keine Nachwirkung einer anderen, die Vorfahren beeinflussenden Lebenslage vorhanden; ein durch viele Generationen konstant bleibendes Milieu kann mit Hilfe der Nachwirkung den Phänotypus festigen und sichern. Ebenso wird der Phänotypus nicht selten identisch ausfallen, wenn nur Genotypus oder Lebenslage gleich ist. In seltenen Fällen kann es vielleicht auch geschehen, daß trotz verschiedenem Genotypus und verschiedener Lebenslage der Phänotypus sich gleich gestaltet. Alle solchen Fälle erscheinen bei rein phänotypischer Beurteilung

als echte Vererbung. Das Bild der Scheinvererbung entsteht dann, wenn vordem ein anderer Phänotypus vorhanden war und der jetzige nur bei wenigen Generationen oder bei wenigen Individuen vorliegt.

Von Nicht-Erblichkeit eines Merkmals sprechen manche Autoren dann, wenn der Phänotypus bei Eltern und Nachkommen ein verschiedener ist. Dieser Erscheinung können differente Vorgänge zugrunde liegen; entweder ändert sich der Genotypus oder die Lebenslage oder beides. Eine nicht erbliche äußere Abänderung geht eventuell auch darauf zurück, daß eine Verschiebung der Reaktionsnorm durch einen rasch vorübergehenden Milieuwechsel erfolgte. Diese Änderung des Genotypus kann sich aber vielleicht nur bei derjenigen Lebenslage phänotypisch manifestieren, welche dieselbe hervorrief; bei Anwesenheit der alten Lebenslage muß sie dann verborgen bleiben. Es sei deshalb nochmals betont, daß es bei Beurteilung des Vererbungsvorganges nicht auf den Phänotypus, sondern allein auf den Genotypus ankommt.

Die Unterscheidung zwischen Arten und Varietäten ist nur eine konventionelle; die beiden Begriffe sind daher bloß als nicht gut zu entbehrende Hilfsmittel des Systematikers aufzufassen. Es gibt keine allgemein gültigen Regeln, wie die verschiedenen Termini: Art, Elementarart, Varietät, Aberration usw. anzuwenden sind. Der Artbegriff ist als eine exakte Grundlage für die Abstammungs- und Vererbungslehre nicht brauchbar (LEHMANN). Man muß jedoch bedenken, daß derselbe vor der Abstammungslehre geschaffen wurde; aus Gründen der Zweckmäßigkeit ist er beizubehalten. In manchen Fällen ist die Art lediglich eine willkürlich umgrenzte Abstraktion, in anderen Fällen dagegen ein scharf umrissener Zeugungskreis, was beides z. B. innerhalb vieler Arthropodengattungen deutlich hervortritt.

Mit NÄGELI bezeichnen wir die mehr oder weniger konstant züchtenden Variationen der freilebenden Arten als Varietäten, diejenigen der domestizierten Arten als Rassen. Der Begriff der Rasse ist schon deshalb ein willkürlicher, weil wir so wenig über die Erbfaktoren wissen, welche die Rasseeigentümlichkeiten bedingen; aber selbst bei genauester Kenntnis derselben wird in vielen Fällen die Entscheidung Ansichtssache bleiben, wo die eine Rasse aufhört und die andere anfängt; bald wird daher in der Praxis der Begriff weiter, bald enger gefaßt; nach KRONACHER ist es unmöglich, eine unter allen Umständen voll befriedigende

Definition der Art, Varietät und Rasse zu geben. Diesem Autor zufolge sind die Arten Gruppen von Organismen, welche durch den gemeinsamen Besitz einer Reihe von Erbeinheiten für bestimmte morphologische und physiologische Merkmale ausgezeichnet sind. Dabei können gewisse Faktoren bei mehreren Arten übereinstimmen (bezüglich der Definition von Rasse und Art siehe vor allem auch Plate). Eine Varietät befindet sich im Besitz weiterer charakteristischer Erbeinheiten, oder es liegt bei ihr eine besondere Kombination der innerhalb der Art vorhandenen Gene vor, wodurch sie vom Gesamttypus abweicht. Eine Elementarart zeigt bezüglich aller kennzeichnenden Eigenschaften übereinstimmende Faktoren.

Die Rasse ist nach Kronacher eine Gruppe von Tieren derselben Art, welche auf Grund ihrer Abstammung und der morphologischen und physiologischen Eigenschaften zusammengehören. Die Nachkommenschaft bleibt unter denselben äußeren Bedingungen konstant. Innerhalb der Rasse kann neben einigen genotypisch festgelegten gemeinsamen Äußerlichkeiten viel Gegensätzliches sich befinden; das Gemeinsame liegt oft vielleicht hauptsächlich in gleicher Abstammung und im gleichen Nutzungszweck. Nach den Untersuchungen von Heribert-Nilsson können die Arten durch viele oder durch wenige Faktoren voneinander abweichen; die Zahl der differierenden Gene findet nicht direkt ihren Ausdruck in den phänotypischen Unterschieden. Die Schwankungsbreite der physiologischen Eigenschaften ist genotypisch festgelegt, die Schwankungen werden durch die auf das Individuum sowohl wie durch die auf seine Vorfahren einwirkende Lebenslage bestimmt. Die Angehörigen verschiedener Rinderrassen liefern einen jährlichen Milchertrag von 550—1100 l resp. 1200—2600 l, 1500—3500 l, 2000—7000 l (Kronacher), die Unterschiede zwischen den Rassen bleiben konstant auch bei gleicher Lebenslage. Trotz schärfster Selektion und bester Pflege ist es unmöglich, über die Variationsgrenze der Rasse hinauszuzüchten. Nicht nur Leistung, sondern auch Habitus ist zwischen den Rassen verschieden; der Schluß vom letzteren auf den ersteren ist bei Haustieren jedoch nicht immer zulässig. Demgegenüber ist es erwähnenswert, daß nach de Vries der amerikanische Züchter Burbank die Auswahl der Zuchtpflanzen nach korrelativen Merkmalen betreibt, die bei den Keimlingen auftreten.

Nach den Untersuchungen von Schmidt gehören die Aale aller europäischen Standorte zu einer Rasse, da alle Individuen

während der Fortpflanzungsperiode in den Atlantischen Ozean hinauswandern, um in Westindien dem Laichgeschäft obzuliegen. *Zoarces viviparus* dagegen ist ein Standfisch; diese Art ist in zahlreiche Lokalrassen geteilt (siehe das Sammelreferat von ALVERDES 1920c). Doch sind diese Rassen durch die Statistik geschaffene Begriffe; sie werden dargestellt durch Gemische verschiedener Genotypen. Die Durchschnittszahlen, welche die einzelnen Rassen charakterisieren, hängen 1. davon ab, in welchem Verhältnis die Genotypen an einem Standort gemischt sind, und 2. von dem Milieu. HERIBERT-NILSSON bezeichnet auf Grund seiner Untersuchungen an *Salix* die Art als eine Kombinationssphäre, in welcher der Durchschnittstypus von der Häufigkeit der Gametensorten bedingt ist und bei der die Variabilität zum großen Teil von der Anzahl spaltender Faktoren bestimmt wird.

Wir sahen bereits früher, daß Lokalrassen Elementararten oder reine Standortsmodifikationen sein können. WOLTERECK hat betont, daß es zur Charakterisierung einer Art und Rasse nicht genügt, Mittelwerte anzugeben; vielmehr ist stets die ganze Variationsbreite und das Verhalten in verschiedenem Milieu und während der einzelnen Lebensperioden zu berücksichtigen. Was die heutige Systematik betreibt, ist eine phänotypische Analyse; das Ideal wäre eine Systematik der Biotypen. Nicht die Individuen sind die letzten Einheiten, sondern die Gene. Nicht isolierbare Rassen stellen die ständig umschlagenden Sippen (ever sporting varieties) vor. DE VRIES unterscheidet Halb- und Mittelrassen; daß eine genotypische Differenz zwischen diesen beiden Rasseformen besteht, konnte LEHMANN an *Veronica* bestätigen.

Mit JOHANNSEN nennen wir eine reine Linie die Gesamtheit aller Individuen, welche von einem selbstbefruchteten homozygoten Individuum abstammen. Die reine Linie ist nur ein genealogischer Begriff, denn durch Mutationen kann in ihr die Einheitlichkeit des Genotypus aufgehoben werden. In der genotypisch unverändert gebliebenen reinen Linie scheinen die äußeren Eigenschaften durch Korrelation gebunden zu sein, da keine Abspaltung möglich ist. Wenn aber die eine oder andere Eigenschaft durch eine Änderung der Lebenslage modifiziert wird, so kann die Korrelation wenigstens „phänotypisch gebrochen“ erscheinen (JOHANNSEN).

Übrigens läßt sich die genotypische Einheitlichkeit der reinen Linien nur insoweit garantieren, als die betreffenden Erbfaktoren durch ihre Wirkung auf die von uns kontrollierbaren Außeneigenschaften der Beurteilung zugänglich sind. Jedoch ist es gänzlich unbewiesen, daß sie bezüglich aller vorhandenen Gene übereinstimmen. Wir gelangen so zu der Frage: gibt es im ganzen Organismenreich überhaupt zwei Individuen, welche absolut isogen genannt werden können? JOHANNSEN führt die Schwankungen, welche innerhalb einer reinen Linie beobachtet werden, auf zufällige Differenzen der Lebenslage zurück; sollten hier aber nicht vielleicht doch bisher unbeachtete genotypische Unterschiede mitspielen? Erst recht dürften vielleicht die Blutlinien, welche bei Fremdbefruchtern die Art zusammensetzen, keine bezüglich aller Gene übereinstimmenden Individuen aufweisen können.

Durch TOWER wurde an Blutlinien von *Leptinotarsa multilineata* der Längen-Breiten-Index des Körpers einer Untersuchung unterzogen. Die Variabilität desselben war nicht auf Milieu oder Ernährung zurückzuführen, da dieselbe auch im Experiment, wenn die Lebensbedingungen völlig gleichmäßig und optimal waren, die gleiche blieb. Bei den ersten Versuchen waren innerhalb der betreffenden Stämme Tiere gleicher Abstammung ohne Rücksicht auf ihren Index zur Paarung verwendet worden. Dagegen wurde die Variabilität dadurch erheblich eingeschränkt, daß Tiere von fast identischem Index miteinander gepaart wurden. In manchen Fällen ließ sich die Variabilität vermindern, indem irgendein besonderer Faktor, dessen Anwesenheit einerseits Abweichungen der Zeichnung und anderseits gleichzeitig solche des Index hervorrief, züchterisch beseitigt wurde. Vielleicht sind die Variationen, die auch dann noch auftraten, auf weitere unregelmäßig innerhalb der Population verteilte Faktoren zurückzuführen, bei welchen jedoch die Verhältnisse für eine Beurteilung insofern ungünstiger lagen, als sie sich nicht durch eine Beeinflussung der Pigmentverteilung kenntlich machten.

Wenn bei einer Population das Genotypengemisch, welches dieselbe zusammensetzt, und die Lebenslage konstant bleibt, so verändert sich ihre phänotypische Variationsbreite nicht (Fig. 1). Tritt ein neuartiges Milieu auf, so kann sich die Variabilität verschieben, eventuell wird auch die Variationsbreite eine andere. Zwei verschiedene Biotypen können sich in der einen Lebenslage ganz gleich, in einer anderen verschieden verhalten. Durch Nach-

wirkung wird dabei unter Umständen der neue Gleichgewichtszustand erst schrittweise durch mehrere Generationen erreicht (Fig. 2). Innerhalb eines Genotypengemisches kann das Variationsmittel durch Selektion hin und her verschoben werden; solange letztere anhält, kann dabei die Variabilität der Spezies eingeengt sein, jedoch ist es unmöglich, durch Selektion die der Art gezogenen Grenzen zu überschreiten (Fig. 4—6). Gleichzeitig mit der Selektion einwirkende veränderte Lebenslage vermag infolge Nachwirkung eine kumulierende Wirkung der ersteren vorzutäuschen. Hört bei einem Genotypengemisch Selektion und Milieuänderung auf, so sinkt das Variationsmittel in die alte Gleichgewichtslage zurück (Fig. 4).

Wurden mit Hilfe der Selektion bestimmte Genotypen vernichtet, so ist unter Umständen auch nach Aufhören derselben der Phänotypus einer Art für immer verändert; es kann dabei geschehen, daß ein vordem geschlossener Variationskreis in deren zwei geteilt wird (Fig. 3). Nach v. WETTSTEIN hat sich auf diese Weise in allerjüngster Zeit ein Fall von Artbildung abgespielt, indem nämlich bei *Gentiana* und mehreren anderen Gattungen durch die Heumahd Saisondimorphismus herausgebildet wurde. Manche der hierher gehörigen Wiesenpflanzen weisen eine früh- und eine spätblühende Art auf; die ersteren zeigen die Tendenz, vor einem bestimmten Zeitpunkt zur Fruchtreife zu gelangen, während die letzteren erst nach demselben blühen. Dieser Termin fällt mit der alljährlichen Mahd der Wiesen zusammen; v. WETTSTEIN schließt hieraus, daß durch die regelmäßig wiederkehrende Zerstörung der mittleren Genotypen die betroffenen Arten jeweils in zwei differente Formenkreise aufgespalten wurden. Für O. HERTWIG ist die Art nur ein Begriff; durch Selektion kann man nach ihm wohl Inhalt und Umfang dieses Begriffes umwandeln, aber nicht die Naturobjekte selbst. Bei Isolierung und Selektion allein entstehen neue Arten auf dem Wege der Begriffsbildung. Bei einer gemischten Population wird durch Selektion nur der Phänotypus verschoben.

Selektion ist nur merkmalssteigernd, wenn sie mutativ oder durch Faktorenkombination entstandene Änderungen der Reaktionsnorm erfaßt. Einmalige Auslese begründet bei einer reinen Linie die neue Zucht; Selektion ist dann nur noch vonnöten, um Variationen zu beseitigen, die durch Mutation und gelegentliche Fremdbefruchtung sich ergeben. Die Tätigkeit des Züchters besteht

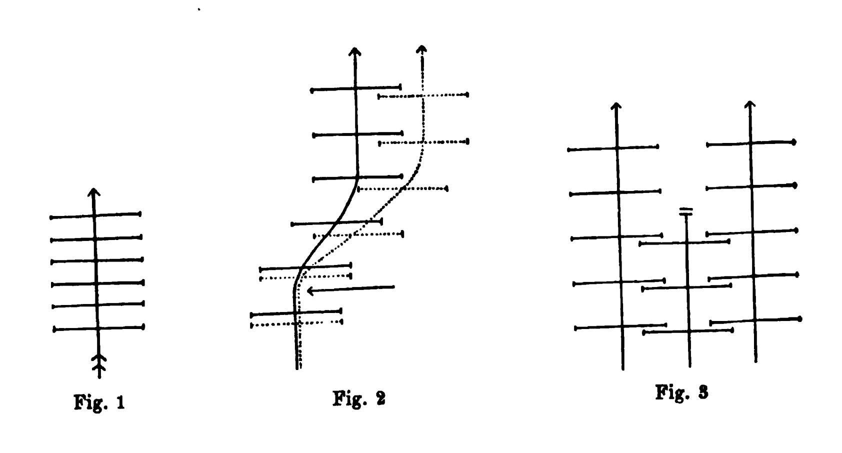


Fig. 1 Fig. 2 Fig. 3

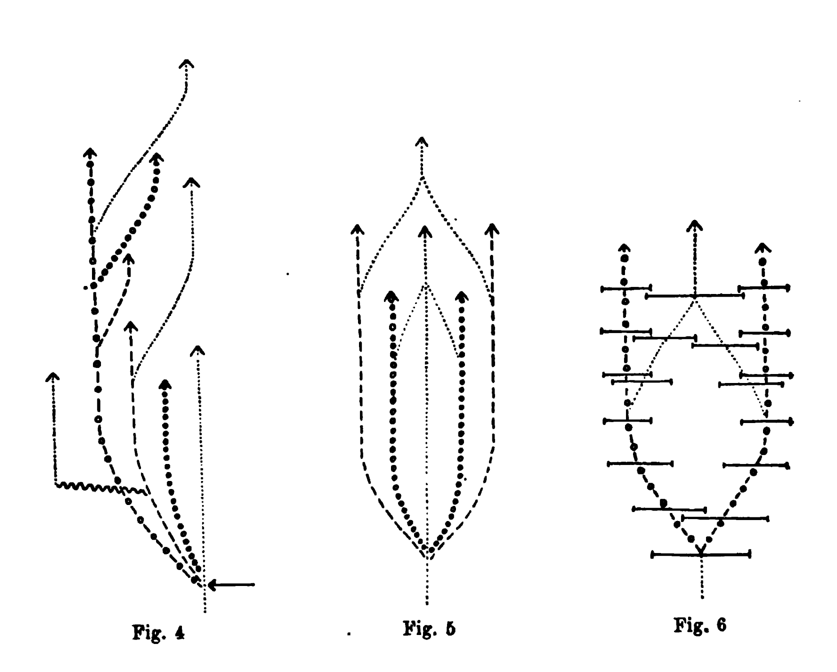


Fig. 4 Fig. 5 Fig. 6

Figurenerklärung

Fig. 1. Variationsbreite einer Population in aufeinander folgenden Generationen ohne Einwirkung von Selektion und veränderter Lebenslage.

„ 2. Wirkung der gleichen veränderten Lebenslage auf zwei genotypisch verschiedene Linien. Der horizontale Pfeil gibt den Zeitpunkt des Versuchsbeginnes an. Infolge Nachwirkung der alten Lebenslage geschieht die Abänderung nicht plötzlich, sondern schrittweise im Verlauf mehrerer Generationen.

„ 3. Spaltung eines Formenkreises, welcher von einer Anzahl Genotypen gebildet wird, durch Genotypenvernichtung in deren zwei. Diese Aufspaltung läßt sich nach Aufhören der Selektion nicht rückgängig machen.

„ 4. Versuche mit Selektion und verändertem Milieu bei einer genotypisch gemischten Population. Die Linien deuten das jeweilige Variationsmittel an; die Variationsbreite ist nicht angegeben. ~~~~~ Mutation. Weiterzucht: ...... unbeeinflußt; ooooo unter Selektion; — — — unter Einwirkung einer veränderten Lebenslage; —o—o—o unter Einwirkung von Selektion und veränderter Lebenslage. Je nach dem Objekt wird entweder die Selektion oder die Milieuveränderung eine stärkere Wirkung ausüben. Hier ist angenommen, daß der Wechsel der Lebenslage den größeren Einfluß besitzt.

„ 5. Wirkung einer nach zwei verschiedenen Richtungen geübten Selektion und zweier differenter Lebenslagen auf ein Genotypengemisch. Bezeichnungen wie in Fig. 4.

„ 6. Gleichzeitige Beeinflussung eines Genotypengemisches durch Selektion und veränderte Lebenslage. Solange diese Einwirkung dauert, erscheint die Art in zwei Unterarten gespalten. Je extremer die Abweichung vom ursprünglichen Variationsmittel wird, und je mehr sich damit das neue Mittel den der Art gezogenen Grenzen nähert, in desto höherem Grade wird die Variationsbreite eingeschränkt. Bezeichnungen wie in Fig. 4.

darin, daß er 1. die in gewünschter Richtung reagierenden Biotypen isoliert oder durch bewußte Kreuzung schafft und 2. auf eine Generation wie die andere eine gleich günstige Lebenslage einwirken läßt, um durch Nachwirkung verstärkte optimale Reaktionen aus seinem Material herauszuholen. Nicht immer lassen sich günstige Rasseneigenschaften im gleichen Individuum vereinigen, z. B. nicht Frühreife und hohe Milchproduktion (KRONACHER). Manche Faktoren, die einzeln geschätzte Eigenschaften liefern, ergeben miteinander ungünstige Reaktionen, so daß unerwünschte Charaktere resultieren. Wir wissen noch viel zu wenig betreff Zahl und Art der Faktoren, welche den einzelnen äußeren Eigenschaften vorstehen. Manche Rassen sind möglicherweise bezüglich gewisser Außenmerkmale nicht homozygot. Dann ergeben sich bei Kreuzung unter Umständen vielfältige Spaltungen. Ähnliche Komplizierungen kann die Polymerie mit sich bringen, so daß nicht die erhoffte Mischrasse, wohl aber eine in allen möglichen Zusammenstellungen erscheinende, wirtschaftlich unbrauchbare Mischung von Rasseeigentümlichkeiten entsteht. Überdies erleiden manche morphologischen und physiologischen Eigenschaften durch neue Lebensbedingungen Veränderungen, was dann sich ereignen kann, wenn zum Zwecke der Kreuzung Individuen der einen Rasse an den Standort der anderen gebracht werden. Manche Kreuzungen haben demgegenüber jedoch bereits schöne Erfolge gebracht; auf diesem Wege wurden einerseits bestehende Rassen umgeformt, andererseits ganz neue Rassen geschaffen. Durch Kreuzung und Selektion entstanden das englische Vollblutpferd, der amerikanische Traber, das Berkshireschwein, die verschiedenen Schafrassen usw. (KRONACHER). Reinzucht führt infolge der bei Haustieren bezüglich der Erbfaktoren obwaltenden verwickelten Verhältnisse meist besser zum Ziele als Kreuzung; je näher der Grad der Verwandtschaft, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, homozygote Individuen zu erhalten.

Bei den Selektionsversuchen von PEARL mit Hühnern zeigte es sich, daß jede „Blutlinie“ (jeder Erbstamm SIEMENS) ihren Fertilitätsgenotypus besitzt; dabei kann die Variabilität in jeder Linie sehr groß sein. Selektion hat nur bei einer genotypisch nicht einheitlichen Population Wirkung. Es genügt nicht, die männlichen und weiblichen Nachkommen von gut legenden Hennen zur Nachzucht zu verwenden, sondern es müssen die produktiven Linien isoliert werden. Dann erhält man konstante Zahlen;

weitere Selektion bleibt wirkungslos. Das gleiche Individuum kann die Fähigkeit sowohl zu hoher Eiproduktion wie zur Mästung besitzen; die Ausübung dieser beiden Potenzen gleichzeitig ist allerdings nicht gut möglich. Ausgesprochenes Wechselgetreide bedarf keiner „Umzüchtung“, wenn es aus Sommerfrucht in Winterfrucht und umgekehrt verwandelt werden soll. Eine reine Linie von ausgesprochenem Winterweizen kann jedoch nicht umgeformt werden, sondern nur eine Population von solchem und zwar durch allmählich wirkende Selektion (FRUWIRTH).

Die Frage ist strittig, inwieweit von der vom Züchter geübten Selektion auf die natürliche geschlossen werden darf. Bei der künstlichen Auslese wird oft nur auf ein einzelnes Merkmal hin gezüchtet und das betreffende Individuum in strenger Weise isoliert. Dies kann die natürliche Auslese zumeist nicht leisten. Bisher ist die Wirkung natürlicher Auslese meist nur an erdachten Beispielen gezeigt und noch kein Fall von Entstehung einer Art durch Selektion nachgewiesen worden. Eine dominante Mutation muß, wenn sie sich im Kampf ums Dasein als überlegen erweist, die Stammform viel rascher verdrängen können als eine rezessive. Die Eigentümlichkeiten der rezessiven Stammform werden unter Umständen nie völlig zum Verschwinden gebracht werden, da die entsprechenden Erbfaktoren in heterozygoten Individuen immer noch darin stecken (Näheres siehe BAUR). Bei Selbstbefruchtern werden dagegen die Heterozygoten allmählich gänzlich verschwinden. Viel ist diskutiert, ob bereits die Anfangsvarianten Selektionswert besitzen oder nicht. WOLTERECK weist darauf hin, daß bei *Daphnia* schon geringe Verlängerungen und Verkürzungen sowie Biegungen der Körperanhänge sofort einen wesentlichen Einfluß haben müssen, da eine unkompensierte Veränderung den Elevationswinkel bei der Bewegung des Tieres modifiziert. Durch Wechsel der äußeren Bedingungen soll dabei bald diese, bald jene Variante mehr begünstigt werden.

Der Kampf ums Dasein ist eine äußerst komplexe Erscheinung und tritt für ein jedes Individuum in besonderer Form auf. Ist der Wettbewerb unter den Artgenossen ein so lebhafter, daß vielfach lediglich durch Selektion der Plusmutanten und durch mehr oder minder weitgehenden Ausschluß der Minusvarianten und der mittleren Genotypen eine Steigerung der Merkmale ermöglicht wird? Daß sehr viele Individuen in der Natur zugrunde gehen, bevor sie dem Fortpflanzungsgeschäft obliegen können, ist

unleugbar. Sie fallen jedoch dabei wohl meist nicht dem Wettbewerb um die Anpassung zum Opfer, sondern blind vernichtenden Katastrophen; oft entscheidet ein rein zufälliger Situationsvorteil (WOLFF), welches Individuum erhalten bleibt. Fremdbefruchtung dürfte im übrigen die Wirkung der Selektion weitgehend aufheben.

PLATE scheidet eine Elektion von der Elimination; erstere wirkt dadurch in gewissem Sinne positiv und merkmalssteigernd, daß eine sehr strenge Selektion geübt wird. Hierher gehört die künstliche Zuchtwahl. Die Tätigkeit der Elimination beschränkt sich darauf, Unerwünschtes resp. allzu Unzweckmäßiges auszumerzen; dies scheint mir das einzige zu sein, was die natürliche Zuchtwahl in den allermeisten Fällen zu leisten imstande ist. Danach dürfte der Kampf ums Dasein wesentlich zur Gesunderhaltung der Arten und zur Bewahrung des Anpassungsgleichgewichtes dienen. Manche Forscher postulieren eine als Elektion wirkende natürliche Zuchtwahl, um den Formenreichtum in der Natur zu erklären; hier handelt es sich um eine Anschauungssache, denn man kann denselben auch auf anderem Wege begreiflich zu machen versuchen; eine Entscheidung der Frage ist zurzeit nicht möglich.

Völlig ungeklärt ist die Rolle der geschlechtlichen Zuchtwahl; denn die Behauptung, daß dieselbe merkmalsverstärkend wirken könne, ist durch keine Beobachtung gestützt. Bedenklich muß die Tatsache stimmen, daß bei manchen Arten, bei denen die Geschlechter sich vor und während des Geschlechtsaktes nicht zu Gesicht bekommen, die Männchen trotzdem ein Hochzeitskleid anlegen, wie bei einer Anzahl von Fischen (MORGAN).

Zwei Formenkreise, die durch Spaltung eines einzigen entstanden, müssen voneinander isoliert werden, damit nicht eine ständige Vermischung die Grenzen verschwinden läßt. Die Isolation kann eine geographische, eine biologische oder eine sexuelle sein. Die tiergeographischen Erörterungen lassen bisher meist eine Klärung der Frage vermissen, ob es sich bei den aufgezeigten Lokalrassen um Elementararten oder um Standortsmodifikationen handelt. HAGMANN untersuchte die Säugetierfauna der im Amazonas-Ästuarium gelegenen Insel Mexiana. Dort bilden die großen Säugetierarten jede eine gut gekennzeichnete Varietät; besonders auffallend ist bei ihnen allen eine geringere Größe. Inwieweit liegen Modifikationen und Mutationen vor; war in erster Linie direkte Bewirkung oder Selektion am Werke?

Eine geographische Isolation kann durch aktive Wanderung (M. WAGNER) oder durch Naturereignisse mannigfacher Art erfolgen; eine Fortpflanzungsgemeinschaft wird dadurch in deren zwei geteilt, die wohl meist, weil das Milieu irgendwie verschieden, zwei verschiedene Mittelwerte der Variation ausbilden müssen. Nur die Herausbildung genotypischer Differenzen stellt dabei eine tatsächliche Artumwandlung dar; solche können sich ergeben aus Mutationen und durch selektive Vernichtung von Genotypen. Eine biologische Isolation vollzieht sich, wenn die beiden neu entstandenen Varietäten bezüglich des Aufenthaltsortes, des Brutplatzes, der Brutpflege und sonstiger Instinkte oder bezüglich des Zeitpunktes der Eiablage und der Geschlechtsreife voneinander abweichen. Eine sexuelle Isolierung stellt sich ein, wenn sich bei den Individuen der beiden Rassen eine gegenseitige Abneigung herausbildet oder die Affinität der Geschlechtszellen sich ändert. Isolation ist also, genau wie die Selektion, etwas durchaus negativ und sekundär Wirkendes. MORGAN und seine Schüler beschreiben bei *Drosophila repleta* zwei Varietäten: für die eine ist charakteristisch, daß bei Männchen und Weibchen die beiden Geschlechtschromosomen hantelförmig sind; die andere zeichnet sich dadurch aus, daß das Männchen ein hantelförmiges und ein stabförmiges Chromosom besitzt. Für uns sind die beiden Varietäten nur an diesen Merkmalen zu unterscheiden; physiologisch sind sie jedoch so verschieden, daß es unmöglich ist, dieselben zu kreuzen.

Bei genotypisch einheitlichem Material richtet Selektion nach allen bisherigen Versuchen nichts aus; daß eine unendlich oft vorgenommene Wiederholung derselben mehr erreicht, ist unbewiesen und unbeweisbar. DARWIN setzt sehr lange Zeiträume voraus, damit die natürliche Zuchtwahl eine Art umwandeln könne. Sie würde deshalb mehr Zeit als die künstliche benötigen, weil sie mit größeren Zahlen arbeitet und nicht so streng isoliert. Unbeweisbar ist die Angabe von EKMAN bezüglich der Bedeutung der Zeit bei einem Vorgang, den er akkumulative Fernwirkung nennt. Hier soll eine Abänderung zunächst durch Milieuänderung erfolgen, dann jedoch fortschreiten, auch nachdem die Milieuverschiebung längst zum Stillstand gekommen. Dies glaubt er bei *Limnocalanus* erwiesen zu haben, wo sich die Umbildung der Kopfform proportional der Dauer des Süßwasserlebens gesteigert haben soll.

Besonders für den Paläontologen liegt es nahe, neben den diskontinuierlichen Änderungen der Reaktionsnorm durch Mutation

und Faktorenkombination noch eine ganz allmählich fortschreitende Umbildung des Genotypus anzunehmen, welche man vielleicht mit den säkularen Hebungen und Senkungen und sonstigen Umbildungen der Erdoberfläche vergleichen könnte. Derartigen geologischen Ereignissen ist eine weit größere Bedeutung für die Gestaltung des Antlitzes der Erde zuzuschreiben als den diskontinuierlichen Vorgängen wie Erdbeben und Vulkanausbrüchen. Es läßt sich aber bisher in keiner Weise ein exakter Beweis dafür erbringen, daß solche gleitenden Verschiebungen des Genotypus stattfinden. Kontinuierliche paläontologische und vergleichend-anatomische Reihen beweisen nichts; denn der genetische Zusammenhang innerhalb des Materials ist in keiner Weise gewährleistet. Und dann fragt es sich, inwieweit die aufgezeigten Variationen solche rein phänotypischer oder genophänotypischer Natur sind.

Es wurde bereits in einem früheren Kapitel angegeben, daß nach WOLTERECK Variation die Verschiebung des Endprozesses einer merkmalsbestimmenden Assimilationsreihe in der einen oder anderen Richtung ist (S. 18). So kann bei *Daphnia* durch mutative Veränderung der Reaktionsnorm die maximale Helmlänge auf einer anderen Milieustufe erreicht werden oder es tritt innerhalb einer Linie hinsichtlich der Pigmentierung der Nebenaugenzellen insofern eine Spaltung ein, als bei der einen Tochterlinie die pigmentbereitenden Prozesse bis zu einem für uns sichtbaren Ende ablaufen, während bei der anderen Tochterlinie dieselben vorzeitig sistiert werden, so daß nur eine schwache Pigmentierung erscheint. Die gleiche Phänovariation kann in vielen Fällen durch eine Änderung des Milieus oder des Genotypus bedingt sein; es ist also nicht verwunderlich, wenn die Mutationen häufig in Richtung der Modifikationen liegen, so daß diese beiden Formen der Variationen nicht ohne züchterische Analyse voneinander zu unterscheiden sind.

Wenn eine Mutation in Richtung der Modifikationen liegt, so bedeutet dies, der Genotypus habe sich in der Weise geändert, daß eine Reaktion jetzt auch schon bei „normalem“ Milieu ebenso weit abläuft wie sie es bisher nur bei verändertem Milieu konnte. Bei einer Rasse möge sich der Genotypus mutativ von A in B verwandeln; daraufhin wird der Phänotypus, welcher vordem durch die Lebenslage 1 als a, durch die Lebenslage 2 als b und erst durch die selten vorkommende Lebenslage 3 als c erschien, jetzt schon durch das Milieu 2 als c ausgebildet. Der mutative Schritt hat in diesem Falle die „Steigerung eines Merkmals“ gebracht. Nach

allem, was wir bisher wissen, werden dabei die Modifikationen nicht ganz allmählich und unmerklich zu Veränderungen der Reaktionsnorm, sondern die letzteren vollziehen sich stets diskontinuierlich, mögen die betreffenden Schritte groß oder klein sein.

Eimer zufolge führt während der Puppenentwicklung der Schmetterlinge die ontogenetische Stufenfolge der Färbung von gelb über rot zu schwarz. Gelb ist also die Basis für die anderen Töne. Es lassen sich zahlreiche Arten namhaft machen, deren Variationsreihen sich auf dieser Skala bewegen. Auch der mutativ entstandene Großstadtmelanismus von *Cymatophora or* und von Schmetterlingseulen gehört nach Hasebroek hierher; durch Veränderung der Reaktionsnorm sollen sich bei diesen Formen die physiologischen Vorgänge gesteigert haben, welche das dunkle Pigment hervorbringen. Daß die Mutationen nicht selten in Richtung der Modifikationen liegen, ist, wie schon in einem der früheren Kapitel näher ausgeführt wurde, sowohl für den Züchter wie für den Rassehygieniker von Bedeutung. Goldschmidt zufolge ist die Ähnlichkeit zwischen lokaler Mutation und geographischer Variation nur eine äußerliche und setzt nicht die gleiche genotypische Grundlage voraus. Schon Standfuss führte dies für Schmetterlinge an. Goldschmidt prüfte diese Ergebnisse bei *Callimorpha dominula* und bei *Lymantria dispar* nach und kommt zu dem Schluß, daß geographische Rassen — im Gegensatz zu lokalen Mutationen — in zahlreichen resp. allen Charakteren voneinander verschieden sind. Er versäumt es nicht, auf die häufig erscheinende phänotypische Identität von Modifikationen und erblichen geographischen Rassen hinzuweisen.

Unlängst hat Démoll die Angaben derjenigen Autoren zusammengestellt, welche dafür eintreten, daß die von Generation zu Generation im gleichen Sinne erfolgenden Gestaltungsergebnisse allmählich die Reaktionsnorm in Richtung dieser Modifikationen verändern. Er selbst ist der Ansicht, daß durch Funktion geschehene Erwerbungen nicht in ganzem Umfange vererbt werden. Sie sind nur zum Teil erblich fixiert, durch die Funktion tritt eine deutlichere Ausprägung ein. Die so gefaßte Lehre von der „Vererbung erworbener Eigenschaften" hat bis heute eine nicht geringe Anzahl Anhänger. Man glaubt, insbesondere wo es sich um die embryonale Ausbildung höchst vollkommener funktioneller Strukturen handelt, die sich erst bei einer späteren Tätigkeit bewähren sollen, eine Vererbung des individuellen Gestaltungs-

ergebnisses der Vorfahren mit Händen greifen zu können. Bisher fehlt uns jedoch der exakte Beweis für die Richtigkeit einer solchen Auffassung, da wir die hierfür erforderliche Reizleitung nicht kennen. Mit DÜRKEN können wir dies so fassen, daß mit Sicherheit bisher nur eine hologene somatische Induktion feststellbar ist. Allerdings ist nach ihm die scharfe Trennung von Soma und Keimplasma nur eine rein begriffliche. Zudem ist ernstlich zu überlegen, inwieweit eine nachweisbare morphologische Kontinuität des Keimplasmas eine reale stoffliche Kontinuität bedeutet.

Modifikationen, Mutationen und Kombinationen können den Phänotypus einer Art und Rasse umgestalten. Die Abänderungen, welche sich bei Modifikationen ergeben, sind ohne weiteres oder im Laufe mehr oder weniger zahlreicher Generationen reversibel. Auch jene Phänovariationen, welche sich durch Faktorenkombinationen ergaben, sind meist rückgängig zu machen, es sei denn, daß, wie in manchen Fällen bei *Leptinotarsa*, feste Kombinationen entstanden, welche schwer oder überhaupt nicht zu brechen sind. Sprungvariationen lassen sich nur durch eine ebensolche aufheben; Angaben über Rückmutationen sind jedoch mit Skepsis aufzunehmen, da der Verdacht vorliegt, es könne sich bei den voraufgehenden phänotypischen Änderungen gar nicht um eine Mutation, sondern um eine andere Form der Variation gehandelt haben.

Artveränderung führt zur Artneubildung. THIENEMANN gibt an, daß die *Coregonus*-Form des Laacher Sees mit keiner der sonst bekannten Arten übereinstimmt und zwar sowohl als Larve wie als erwachsenes Tier. Sie stammt von den 1866 und 1872 aus dem Bodensee eingeführten Eiern ab; innerhalb von 40—44 Jahren und zwar im Verlauf von 7 Generationen hat sich diese neue Art gebildet. Bei der Larve ist das gelbe Pigment vollständig verschwunden; beim ausgewachsenen Individuum hat sich die Zahl der Kiemenreusenzähne fast ums Doppelte vermehrt; die relative Länge derselben ist größer geworden. Unentschieden ist es, ob hier eine Standortsmodifikation oder eine mutativ entstandene Elementarart vorliegt, ob es sich also um eine reine Phänovariation oder um eine Genophänovariation handelt. Dies müßte sich durch Versuche entscheiden lassen, bei welchen verschieden beschaffene Lebenslagen zur Einwirkung kommen. Mutative Entstehung nimmt SEMON für die als Naturform lebende indische Vierhornantilope *(Tetraceros quadricornis)* an.

Jede Genovariation bedeutet eine Artänderung, jeder kleine derartige Schritt ist aber noch nicht eine Artbildung zu nennen. Die mutative Verschiebung des einen physiologischen Vorganges muß nicht selten durch andere physiologische Veränderungen ausbalanziert werden; so kann ein mutativer Schritt sich durch Abänderungen, die sich auf eine Reihe von Merkmalen beziehen, kundgeben. Das Artbildungsproblem gliedert sich in mehrere Hauptfragen: wodurch ergibt sich beim Einzelindividuum die Veränderung eines Gens? Wodurch wird eine ganze Population mit einem neuen Gen ausgestattet? Wodurch werden allmählich zahlreiche Erbfaktoren abgeändert, so daß schließlich ganz neue Biotypen entstehen? Vorgänge wie der letztgenannte sind zu fordern, wenn wir nicht eine seit Anbeginn bestehende fast völlige Konstanz der Arten annehmen wollen. Bisher kennen wir bei verschiedenen Arten immer nur je einen mutativen Schritt, also höchstens die Entstehung von Elementararten. Auf solche Vorkommnisse sind wir angewiesen, wenn wir auf jene Prozesse schließen wollen, die zur Entstehung der LINNÉschen Großarten führen. Weiterhin werden dann von der Umwandlung der kleinen Verwandtschaftskreise Vermutungen über diejenigen der großen Kreise angestellt. Daß alle solchen Theorien nur vorläufigen Wert haben, leuchtet ohne weiteres ein; denn die Vorfahren, aus denen die späteren Formen hervorgingen, kennen wir ebenso wenig wie die damaligen Milieuverhältnisse. Der Gedanke, daß die Varietät eine beginnende Art darstellt, stammt von LAMARCK und wurde von DARWIN aufgenommen. Wodurch gibt es nicht bloß ein buntes Chaos von Variationen, sondern eine Fülle von Arten, welche im allgemeinen gegeneinander wohl abgegrenzt sind? Selektion allein genügt hier zur Erklärung nicht, sondern es muß auch der Umstand in Rechnung gesetzt werden, daß die Konstitution der Organismen nur ganz bestimmte Reaktionen und ein Variieren in wenigen Richtungen erlaubt.

Wir lernten die Differenzierung der Organismenwelt in Arten und ihre Anpassung als zwei ganz verschiedene Vorgänge kennen. Es ist anzunehmen, daß neu auftretende Variationen in größerer Anzahl erscheinen müssen, wenn sie die Träger der alten Merkmale verdrängen und damit das Artbild verändern sollen. Denn die Nachkommen der Stammform und der Mutation treten während aller Generationen im gleichen Zahlenverhältnis auf wie nach der ersten Kreuzung in der F_2-Generation. Die Entstehung einer

neuen Varietät oder Art ist bisher in der Natur höchst selten beobachtet worden; eine Verdrängung kann wohl nur auf Grund eines Vorteils im Kampf ums Dasein geschehen.

TOWER untersuchte die Frage, welche Aussichten Sprungvariationen auf Erhaltenbleiben besitzen. Er brachte die gleiche Zahl an Exemplaren von *Leptinotarsa pallida* und von der Stammform *decemlineata* zusammen; dann beobachtete er Kopulationen zwischen gleichartigen Tieren siebenmal häufiger als Kreuzungen. *Pallida* war bei der Überwinterung und auch den sonstigen äußeren Einflüssen gegenüber widerstandsfähiger als die Stammart, so daß in der fünften und sechsten Generation sich das Zahlenverhältnis *pallida : decemlineata* als 2,5 : 1 darstellte. Dieses letztere wird aber nur erreicht, wenn das Ausgangsmaterial numerisch etwa gleich ist. In freier Natur kann sich *pallida* nicht durchsetzen, da das Vorkommen dieser Art unter normalen Bedingungen auf 0,02 % beschränkt ist; nur unter extremen Bedingungen ist sie häufiger; aber auch dann noch bleibt sie zahlenmäßig sehr unterlegen.

Wenn zwei Organismen unter der gleichen Lebenslage verschieden reagieren, so ist dies ein Zeichen, daß ihre Geschichte nicht die gleiche war und daher ihre jetzige Beschaffenheit eine verschiedene ist. Die besonderen Schicksale, die ein jeder derselben durchmachte, können einen verschiedenen Genotypus bei ihnen ausgebildet oder sie wenigstens zu zwei differenten Modifikationen auf gleicher genotypischer Grundlage gemacht haben; dabei ist es gleichgültig, ob die vorhandenen Unterschiede mit unseren heutigen Methoden sich erfassen lassen oder nicht. Sind sämtliche zu einer Mutation erforderlichen inneren und äußeren Faktoren zugegen, so muß eine solche mit Notwendigkeit erfolgen. Damit scheint mir die Frage entschieden, ob die Entstehung einer neuen Form immer nur an einem Orte oder auch an mehreren Orten erfolgen kann, ob es also nur monotope oder auch polytope Artbildung gibt. Nur aus dem Grunde wird die letztgenannte nicht allzu häufig sich einstellen, weil die Anzahl der mitsprechenden Faktoren eine sehr große ist, und daher die Schaffung absolut übereinstimmender Konstellationen selten erfolgen wird. Auch DARWIN läßt, im Gegensatz zu manchen zeitgenössischen Autoren, welche für jede Art einen „individuellen Stammvater“ annehmen, in seinen späteren Veröffentlichungen eine neue Spezies von mehreren Individuen entspringen, die in gleicher Richtung variierten. Übrigens ist es nicht immer ganz klar, was die einzelnen Forscher unter

einer gleichsinnigen Abänderung der Erbmasse am „gleichen Ort“ oder an „verschiedenen Orten“ verstehen. Nur dann scheinen mir diese beiden Bezeichnungen einen Sinn zu haben, wenn darunter ein Ursprung von den gleichen Eltern resp. ein solcher von genetisch untereinander unabhängigen Eltern verstanden wird. Andernfalls verschwimmt der Begriff des Ortes infolge der besonders bei sehr beweglichen Tieren vorhandenen Unmöglichkeit, festzustellen, ob eine unüberwindliche räumliche Trennung vorliegt oder nicht. Kann nun einerseits die gleiche Variation mehrmals entstehen, so müssen wir andererseits annehmen, daß auch am gleichen Ort die gesellschaftliche Entstehung mehrerer Arten möglich ist. Eine derartige multiple Artbildung fordert PLATE z. B. für die *Gammarus*-Arten des Baikalsees, deren Zahl etwa 100 beträgt.

Polyphyletische Gruppen sind vom phylogenetischen Standpunkt aus unnatürlich, und das Bestreben der Systematiker geht deshalb dahin, dieselben aufzulösen. Paläontologische Ableitungen können angesichts von Merkmalen, welche bei verschiedenen Linien in wechselnden Zusammenstellungen erscheinen, auf schier unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen. LUBOSCH erklärt bei den Steinheimer Schnecken das Auftreten derartiger kreuzweis bei verschiedenen Formen verbundener Charaktere durch Faktorenkombination. Vorkommnisse wie diese erlauben nicht mehr die Aufstellung von Stammbäumen, sondern nur noch diejenige von netzförmigen Ahnentafeln. HERIBERT-NILSSON faßt die heutigen Arten von *Salix* als die vitalsten Kombinationsphären auf, welche nach unzähligen von der Natur vorgenommenen Kreuzungsexperimenten übrig blieben. Sie sind die einzigen, welche im Kampf ums Dasein existieren können. Der genannte Autor meint, daß die von ihm versuchten Kreuzungen wohl schon häufig von der Natur erprobt und dann als weniger lebenstüchtig ausgeschieden worden wären. Sein Pessimismus, welcher sich hieraus und aus der Annahme, daß es nur Verlustmutationen gibt, bezüglich des Entwicklungsgedankens herleitet, scheint mir nicht berechtigt; denn der Fall ist denkbar, daß in einer neuen Lebenslage eine bisher unterlegene Kombination Anpassungswert besitzt. NILSSON-EHLE nennt die heutigen Sorten der selbstbestäubenden Getreidearten die konstanten Überbleibsel zufälliger Kreuzungen. Ähnlichkeit ist nach alledem noch kein Beweis für Verwandtschaft (v. HARTMANN, NAEF); ideale und genealogische Verwandtschaft sind voneinander scharf zu trennen. Dieselben können neben-

einander bestehen; weder schließen sie einander aus noch bedingen sie sich gegenseitig.

Wir sind hinsichtlich des Problems der Artumbildung und der Artentwicklung durch die bisher gewonnenen Ergebnisse erst zu einigen oberflächlichen Fragestellungen gelangt. Weitere Experimente sind vonnöten, um dieselben in Zukunft zu vertiefen und zu vermehren. Denn die bisherigen Forschungen reichen nicht aus, um das Deszendenzproblem zu lösen, daher sind wir bezüglich desselben weitgehend auf Spekulationen angewiesen. Soviel läßt sich aber schon heute sagen, daß sich wohl nicht ein einheitliches Prinzip der Artentstehung wird finden lassen, vielmehr vollzieht sich dieselbe sicherlich in jedem einzelnen Falle auf eine besondere Weise. Es wurde gezeigt, daß zufällige Variation und Selektion wohl die gelegentliche Abänderung einer Art, aber nicht die Entstehung komplizierterer Organe verständlich machen kann, welche nach dem heutigen Stande unseres Wissens über das rein Erhaltungsnotwendige weit hinaus gehen. Wir müssen hier, wollen wir den Boden des von uns vorläufig akzeptierten mechanistischen Erklärungsprinzips nicht verlassen, besondere, bisher unbekannte Reaktionsmöglichkeiten annehmen, welche die belebte Welt befähigen, im Verlauf der Stammesgeschichte eine immer kompliziertere und eine vielfach gleichzeitig überaus erhaltungsfördernde Organisation auszubilden.

Das individuelle Reaktionsergebnis kann die Reaktionsnorm nach den bisher gewonnenen Ergebnissen nicht verschieben. Mutationen, welche eine Steigerung der Erhaltungsfähigkeit brachten, gelangten noch nicht zur Beobachtung. Sind vielleicht die für die Evolution maßgebenden Reaktionsänderungen noch gar nicht aufgedeckt worden? Nach der heutigen Nomenklatur müssen wir von orthogenetisch verlaufenden Mutationen sprechen, wollen wir eine phylogenetische Entwicklung kennzeichnen, die von Einfachem zu immer Komplizierterem führt. Das bewußte Bedürfnis des Tieres kann hier nichts ausrichten; Selektion findet oft keinen Angriffspunkt.

Bei den ausgestorbenen Gruppen mariner Saurier und den wasserlebenden Säugetieren sehen wir eine Reihe weitgehender Konvergenzerscheinungen. Hier sei nur kurz auf diejenigen hingewiesen, welche sich nach den Untersuchungen von KÜKENTHAL bezüglich des Handskeletts ergeben. Doppelte Epiphysen sehen wir angedeutet an den Mittelhandknochen vom Schnabeltier,

weiter vorgeschritten an den Händen von Robben und Sirenen und vollentwickelt bei den Bartenwalen und Zahnwalen. Nur Wassersäuger haben doppelte Epiphysen. Bei Sirenen tritt eine 4. Phalanx als seltene Varietät auf, bei den Walen sind überzählige Phalangen ganz allgemein vorhanden. Jedes Fingerglied kann bei den letzteren in drei Teile aufgespalten werden, so daß die Zahl der sekundären Fingerglieder im höchsten Falle bis 12 steigt. Einige Arten der Zahnwale weisen uns den Weg, auf welchem die phylogenetische Entwicklung der Hand bei den Walen fortschreiten wird; hier tritt eine tertiäre Spaltung der Phalangen als Varietät auf. Bei mehreren Walarten läßt sich andererseits der Beginn einer Längsteilung des einen Fingers konstatieren, was wohl in zukünftigen Epochen zu einer Hyperdaktylie führen wird, wie sie bei manchen Ichthyosauriern ausgebildet ist, wo bei den phylogenetisch jüngsten bis zu 15 Längsstrahlen erscheinen. Hier sind wir Zeugen eines im Ablauf befindlichen phylogenetischen Prozesses, haben jedoch noch kein Mittel an der Hand, denselben mit exakten Methoden zu erfassen. Vergleichend-anatomische Betrachtungen, wie die hier wiedergegebenen, lehren uns im vollen Umfange die Grenzen kennen, welche zurzeit der experimentellen Erblichkeitsforschung gezogen sind.

Von welcher Seite wir auch an das Evolutionsproblem herantreten mögen, der Ursprung der genotypischen Änderungen bleibt bisher stets im Dunkel. Wie kommt es, daß Landtiere, die im Verlauf der Stammesgeschichte das Wasser aufsuchen, zu Hyperdaktylie und Hyperphalangie neigen, und wie geschieht es, daß der Ausbildungsgrad dieser Variationen sich augenscheinlich innerhalb großer Zeiträume steigert? Die Selektion kann hier nicht richtunggebend wirken, denn die Differenzen, welche eine phylogenetische Stufe von der anderen unterscheiden, sind so geringfügig, daß sie sicherlich in keinem Falle über Leben und Tod entscheiden. Warum sollte übrigens nicht auch in manchen Fällen bei landbewohnenden Formen eine Vermehrung der Fingerglieder und der Strahlen von Nutzen sein? Diese Variation tritt hier aber nur als seltene Abnormität auf und war in keinem Falle imstande, die Individuen mit normal gebauten Extremitäten zu verdrängen.

Vornehmlich paläontologische Autoren haben die Ansicht geäußert, daß eine zwangsläufig sich vollziehende Orthogenese manche Arten von ihrem phylogenetischen Ursprung allzuweit ent-

fernen und bei ihnen Exzessivbildungen schaffen könne, so daß sie aus diesem Grunde schließlich aussterben müßten. Es ist jedoch davor zu warnen, mit der Bezeichnung einer Art als Exzessivform allzu freigebig umzugehen. Werden vielleicht nur diejenigen Gruppen so genannt, die ausstarben, während andere, welche überlebten, dieser Charakterisierung entgehen? Außerdem ist mit dem Terminus des „stammesgeschichtlichen Ursprungs" nicht viel anzufangen, da alles Leben mit der Urzeugung seinen phylogenetischen Anfang nahm; scharfe Grenzen lassen sich dann nicht mehr zwischen den schrittweise auseinander hervorgehenden Naturobjekten, sondern höchstens bei den aus ihnen abstrahierten Begriffen finden. Denn wie sollte man sich z. B. jene Formen vorstellen, von denen aus die Säugerklasse „ihren Ursprung" nahm, wenn man dabei nicht allein ein in einer paläontologischen Sammlung aufgestelltes Skelett, sondern Tiere in freier Natur im Auge hat?

In Zukunft muß es das Bestreben der Forscher sein, das Wesen der Mutationen zu ergründen, damit wir die Erzeugung derselben in die Hand bekommen und den Genotypus willkürlich verschieben lernen. Schon allein für praktische Zwecke wäre dies von hoher Bedeutung. Bei entsprechenden Versuchen ist davon auszugehen, daß ein Impuls zu Änderungen der Reaktionsnorm in letzter Wurzel nur von außen kommen kann. Sodann ist es dringend erforderlich, nicht nur jeweils einen einzelnen isolierten Mutationsschritt, sondern eine Folge von solchen zur Beobachtung zu bringen, um festzustellen, ob es bestimmt gerichtete Mutationsreihen gibt. Dabei werden sich wohl auch solche Fälle ergeben, wo die Verschiebung der Reaktionsnorm in einer Weise erfolgt, daß fortan das Reaktionsergebnis in einer erhaltungsmäßigeren Richtung liegt. Vielleicht läßt sich bei dieser Gelegenheit der alte Streit schlichten, ob das Reaktionsprodukt die Reaktionsnorm zu beeinflussen vermag. Die bisher beobachteten Mutationen erfolgten stets ohne Rücksicht auf Nützlichkeit und Schädlichkeit; es ist also zurzeit wenig Grund zu der Annahme vorhanden, daß Mutationen, welche die Zweckmäßigkeit erhöhen, häufiger sind als solche, welche zufällig in einer schädlichen oder indifferenten Richtung gelegen sind.

Literatur

ALVERDES, F., 1919, Die gleichgerichtete stammesgeschichtliche Entwicklung der Vögel und Säugetiere. Biol. Zentralbl., Bd. 39.

— 1920a, Über das Manifestwerden der ererbten Anlage einer Abnormität. Biol. Zentralbl., Bd. 40.

— 1920b, Die Vererbung von Abnormitäten bei *Cyclops*. Zeitschr. f. indukt. Abst., Bd. 24.

— 1920c, Rassenstudien an Fischen aus dem Carlsberg-Laboratorium in Kopenhagen. Nach den Untersuchungen von JOHS. SCHMIDT (Sammelreferat). Zeitschr. f. indukt. Abst., Bd. 24.

— 1921a. Das Verhalten des Kernes der mit Radium behandelten Spermatozoen von *Cyclops* nach der Befruchtung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 47.

— 1921b, Zum Begriff der Scheinvererbung. Zeitschr. f. indukt. Abst. Bd. 25.

— 1921c, Die neuen TOWERschen Versuche an *Leptinotarsa* zur Lösung des Artbildungsproblems (Referat). Zeitschr. f. indukt. Abst., Bd. 26.

ASKENASY, E., 1872, Beiträge zur Kritik der DARWINschen Lehre. Leipzig.

BABÁK, E., 1906, Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 21.

BATESON, W., 1909, MENDELs Principles of Heredity, Cambridge.

— 1913, Problems of Genetics, New Haven.

BAUR, E., 1919, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 3. u. 4. Aufl., Berlin.

BECHER, E., 1910, Theoretische Beiträge zum Darwinismus. Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol. Bd. 7.

BRECHER, L., 1918, Die Puppenfärbungen des Kohlweißlings *Pieris brassicae*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 43.

BRESSLAU, E., 1897—1912, Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen, Marsupialier und einiger Placentalier. I—III in: SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Jena.

CASTLE, W., u. PHILLIPS, T., 1914, Piebald Rats and Selection. Carnegie Inst. Publ. 195.

CORRENS, C., 1910, Der Übergang aus dem homozygotischen in den heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreift blühenden *Mirabilis*-Sippen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 28.

— 1904, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Arten auf botanischem Gebiet. Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol., Bd. 1.

CUÉNOT, L., 1907, L'hérédité de la pigmentation chez les souris. 4. u. 5. Note. Arch. Zool. exp. et gén. vol. 3 u. 6.

DARWIN, CH., 1868, The Variation of Animals and Plants under Domestication. Vol. 2, London.

DEMOLL, R., 1920, Zur Frage nach der Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 46.

DETTO, C., 1904, Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem, Jena.

DÜRKEN, B., 1919, Einführung in die Experimentalzoologie, Berlin.

EIMER, TH., 1888—1901, Die Entstehung der Arten I—III, Jena u. Leipzig.

EKMAN, S., 1914, Artbildung bei der Copepoden-Gattung *Limnocalanus* durch akkumulative Fernwirkung einer Milieuänderung. Zeitschr. f. indukt. Abst., Bd. 11.

FISCHER, E., 1907, Zur Physiologie der Aberrationen- und Varietätenbildung der Schmetterlinge. Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol., Bd. 4.

FRANZ, V., 1920, Die Vervollkommnung in der lebenden Natur, Jena.

FRIESE, H., u. WAGNER, F. v., 1904, Über die Hummeln als Zeugen natürlicher Formbildung. Zool. Jahrb. Suppl. VII.

FRISCH, K. v., 1920, Über den Einfluß der Bodenfarbe auf die Fleckenzeichnung des Feuersalamanders. Biol. Zentralbl., Bd. 40.

FRUWIRTH, C., 1914—1919, Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. Bd. 1—4, 3. u. 4. Aufl., Berlin.

GERSCHLER, M., 1915, Melanismus bei Lepidopteren als Mutation und individuelle Variation. Zeitschr. f. indukt. Abst., Bd. 13.

GOEBEL, K., 1898—1920, Organographie. Bd. 1—3, Jena.

GOLDSCHMIDT, R., 1920a, Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Vorträge und Aufsätze über Entw.-Mech., Heft 24, Berlin.

— 1920b, Einführung in die Vererbungswissenschaft. 3. Aufl., Leipzig.

HAECKER, V., 1895, Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46.

— 1909, Vererbungs- und variationstheoretische Einzelfragen I. Zeitschr. f. indukt. Abst., Bd. 1.

— 1918, Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse, Jena.

— 1920, Über weitere Zusammenhänge auf dem Gebiete der Mendelforschung. Pflügers Archiv, Bd. 181.

— 1921, Allgemeine Vererbungslehre. 3. Aufl., Braunschweig.

HAGMANN, G., 1908, Die Landsäugetiere der Insel Mexiana. Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol., Bd. 5.

HARTMANN, E. v., 1875, Wahrheit und Irrtum im Darwinismus, Berlin.

HASEBROEK, K., 1914, Über die Entstehung des neuzeitlichen Melanismus der Schmetterlinge und die Bedeutung der Hamburger Form für dessen Ergründung. Zool. Jahrb. Syst., Bd. 37.

— 1920, Ein neuer Nachweis des Großstadtmelanismus der Schmetterlinge in Hamburg an Noctuen. Zool. Jahrb. Allg., Bd. 37.

HEINRICHER, E., 1896, *Iris pallida* LAM. *abavia*, das Ergebnis einer auf Grund atavistischer Merkmale vorgenommenen Züchtung und ihre Geschichte. Biol. Zentralbl., Bd. 16.



HERBST, K., 1919, Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Färbung und Zeichnung der Tiere. I. Abhandl. Akad. Wiss. Heidelberg. Math.-nat. Klasse.

HERIBERT-NILSSON, N., 1918, Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. Lunds Univ. Arsskrift. N. F. Avdeling 2, Bd. 14.

HERTWIG, O., 1916, Das Werden der Organismen, Jena.

HESSE, R., 1912, Abstammungslehre und Darwinismus. 4. Aufl., Leipzig.

JENSEN, P., 1907, Organische Zweckmäßigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkt der Physiologie, Jena.

JOHANNSEN, W., 1913, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl., Jena.

— 1915, Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre; Variabilität, Vererbung, Kreuzung, Mutation. Kultur der Gegenwart, Teil III, Abt. IV, 1.

JOLLOS, V., 1914a, Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. Zeitschr. f. indukt. Abst., Bd. 12.

— 1914b, Ref. in Zeitschr. f. indukt. Abst., Bd. 12, über: KAMMERER, Vererbung erzwungener Farbveränderungen VI.

— 1920, Experimentelle Vererbungsstudien an Infusorien. Zeitschr. f. indukt. Abst., Bd. 24.

KAMMERER, P., 1919, Vererbung erzwungener Formänderungen, I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 45.

KLEBS, G., 1907, Studien über Variation. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 24.

KORSCHELT, E., 1907, Regeneration und Transplantation, Jena.

KORSCHELT, E., und HEIDER, K., 1902, Lehrbuch der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil, Jena.

KORSCHINSKY, S., 1901, Heterogenesis und Evolution. Flora. Bd. 89, Erg.-Bd.

KRONACHER, C., 1916—1920, Allgemeine Tierzucht. Bd. 1—4, Berlin.

KÜKENTHAL, W., 1890, Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jahrb. Syst., Bd. 5.

LAMARCK, J. DE, 1809, Philosophie zoologique, Paris.

LEHMANN, E., 1909, Über Zwischenrassen in der *Veronica*-Gruppe *agrestis*. Zeitschr. f. indukt. Abst., Bd. 2.

LENZ, F., 1912, Über die krankhaften Erbanlagen des Mannes und die Bestimmung des Geschlechts beim Menschen, Jena.

LINDEN, M. v., 1903, Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 98.

LUBOSCH, W., 1920, Das Problem der tierischen Genealogie. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 94.

MORGAN, T., 1903, Evolution and Adaptation.

NACHTSHEIM, H., 1919, Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren zytologische Grundlage (Sammelreferat). Zeitschr. f. indukt. Abst., Bd. 20.

NAEF, A., 1917, Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte, Jena.

— 1919, Idealistische Morphologie und Phylogenetik, Jena.

NÄGELI, C., 1884, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, München und Leipzig.

NILSSON-EHLE, H., 1909 und 1911, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. I. u. II. Lund.



PEARL, R., 1911, Inheritance of Fecundity in the Domestic Fowl. Amer. Natur., Vol. 45.

PLATE, L., 1907, Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den *Cerion*-Landschnecken der Bahamainseln. Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol., Bd. 4.

— 1913a, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Aufl., Leipzig und Berlin.

— 1913b, Vererbungslehre, Leipzig.

— 1914, Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. Kultur der Gegenwart, Teil III, Abt. IV, 4.

PRELL, H., 1917, Die Vielgestaltigkeit des *Bacterium coli*. Zentralbl. f. Bakt. I, Bd. 79.

RENNER, O., 1917, Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren. Zeitschr. f. indukt. Abst., Bd. 18.

ROUX, W., 1881, Der Kampf der Teile im Organismus, Leipzig.

— 1912, Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen, Leipzig.

— 1913a, Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge. Vorträge u. Aufsätze über Entw.-Mech., Heft 19.

— 1913b, Über kausale und konditionale Weltanschauung, Leipzig.

— 1914, Die Selbstregulation, ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen. Nova acta Leop.-Carol. Akad., Bd. 100.

— 1915, Das Wesen des Lebens. Kultur der Gegenwart, Teil III, Abt. IV, 1.

— 1920a, Bemerkungen zur Analyse des Reizgeschehens und der funktionellen Anpassung sowie zum Anteil dieser Anpassung an der Entwicklung des Reiches der Lebewesen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 46.

— 1920b, Prinzipielle Sonderung von Naturgesetz und Regel, von Wirken und Vorkommen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Phys.-Math. Klasse, XXVIII.

RÜCKERT, J., 1895, Über das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten *Cyclops*-Eies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45.

SCHARFENBERG, U. V., 1911, Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von *Daphnia magna*, Leipzig.

SCHAXEL, J., 1913, Über den Erwerb vererbbarer Eigenschaften bei Tieren. Archiv für soziale Hygiene, Bd. 8.

— 1916, Über den Mechanismus der Vererbung, Jena.

— 1919, Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie, Jena.

SEMON, R., 1912, Das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften", Leipzig.

SIEMENS, H., 1919, Über die Bedeutung von Idiokinese und Selektion für die Entstehung der Domestikationsmerkmale. Zeitschr. f. angew. Anat., Bd. 4.

STANDFUSS, M., 1906, Die Resultate 30 jähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verh. Schweiz. Nat.-Forsch. Ges., 88. Vers.

ZUR STRASSEN, O., 1915, Die Zweckmäßigkeit. Kultur der Gegenwart, Teil III, Abt. IV, 1.

STRESEMANN, E., 1919, Über die Formen der Gruppe *Aegithalos caudatus* und ihre Kreuzungen. Beitr. z. Zoogeogr. d. paläarkt. Region, München.

THIENEMANN, A., 1912, Die Silberfelchen des Laacher Sees. Zool. Jahrb. Syst., Bd. 32.

TOWER, W., 1906, An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus *Leptinotarsa*. Carnegie Inst. Washington, Publ. 48.

— 1918, The Mechanism of Evolution in *Leptinotarsa*. Carnegie Inst. Washington, Publ. 263. Mit einem Anhang von J. BREITENBECHER, The Relation of Water to the Behavior of the Potato Beetle in a Desert.

TSCHERMAK, E., 1903, Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beil. Bot. Zentralbl., Bd. 16.

VÖCHTING, H., 1898, Über Blütenanomalien. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 31.

VRIES, H. DE, 1901 und 1903, Die Mutationstheorie, Bd. I u. II, Leipzig.

— 1906, Die Neuzüchtungen LUTHER BURBANKs. Biol. Zentralbl., Bd. 26.

WEISMANN, A., 1904, Vorträge über Deszendenztheorie, 2. Aufl., Jena.

WETTSTEIN, R. V., 1901, Deszendenztheoretische Untersuchungen, I. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl., Bd. 70.

— 1902, Über direkte Anpassung. Almanach Akad. Wiss. Wien.

WOLFF, G., 1890, Beiträge zur Kritik der DARWINschen Lehre. Biol. Zentralbl., Bd. 10.

WOLTERECK, R., 1919, Variation und Artbildung, I, Bern.

ZEDERBAUER, E., 1907, Variationsrichtungen der Nadelhölzer. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. 116, Abt. 1.

Namen- und Sachregister

Abhandlungen zur theoretischen Biologie

herausgegeben von

Dr. Julius Schaxel

Professor an der Universität Jena

Heft 10

Botanische Betrachtungen über Alter und Tod

von

Dr. Ernst Küster

o. ö. Professor der Botanik an der Universität Gießen

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1921

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin

Vorwort

Den vorliegenden Vortrag habe ich im Jahre 1918 ausgearbeitet, als ich mich zu einer Vortragsreise an die Westfront vorbereitete. Zuletzt habe ich ihn am 15. Juli 1920 der Oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Gießen, vorher einem Kreis naturwissenschaftlich interessierter Freunde in Bonn vortragen dürfen.

Daß sich die vorliegende Schrift von einem Vortragsmanuskript ableitet, wird ihre kurze Fassung erklären und mag gleichzeitig die knappe Ausstattung mit Literaturnachweisen entschuldigen. Hätte ich im Sinne gehabt, mit allen in der biologischen Literatur vorliegenden Theorien über Alter und Tod mich eingehend auseinanderzusetzen, so hätte ich meinem Verlage ein umfangreiches Buch anstatt des Vortrags vorlegen müssen.

Die Literatur über unser Thema, das in den letzten Jahren seitens der Kliniker, Physiologen, Pathologen und Zoologen so oft behandelt worden ist, haben namentlich LIPSCHÜTZ (Allgemeine Physiologie des Todes, Braunschweig 1915) und RÖSSLE (Wachstum und Alter, Erster physiologischer Teil, Ergebn. d. allgem. Pathol. u. pathol. Anat. des Menschen und der Tiere, 1917, **18**, II. Abt., S. 677—817) zusammengestellt und kritisch verarbeitet. Auf beide Arbeiten sei hier verwiesen.

Gießen, Januar 1921

E. Küster

I.

„Des Menschen Leben währet siebzig Jahre, und wenn es hoch kommt, so sind es achtzig“; er klagt über die Kürze der ihm zubemessenen Frist und übersieht nur allzu leicht, daß er einer durch besondere Langlebigkeit ihrer Individuen ausgezeichneten Art und Gattung angehört.

Fragen wir nach dem Alter, das die dem Menschen zoologisch-systematisch nahestehenden Genera und Spezies erreichen, so erkennen wir leicht den Zusammenhang, der zwischen Körpergröße und Langlebigkeit besteht, und ebenso leicht die bevorzugte Stellung, die der Mensch unter ihnen einnimmt. Für die Katze werden 9—10 Jahre, für den Hund 10—12, das Renntier 16, den Edelhirsch 30, das Pferd 35, für den Elefanten 150—200 Jahre angegeben[1]). Die Vertreter anderer Abteilungen des Tierreichs sind hinsichtlich der Befristung ihres Lebens nicht ohne weiteres mit den genannten Haartieren in eine Reihe zu stellen: Papagei, Schwan und Geier erreichen ein Alter von anderthalb Jahrhunderten, und die Flußperlmuschel kommt ihnen hierin gleich. —

Wie steht es mit dem Lebensalter der Pflanzen? Auch bei ihnen läßt sich ein Zusammenhang zwischen Größe und Lebensalter nicht verkennen: die langlebigsten Samenpflanzen finden wir ebenso wie die größten in der Gruppe der Bäume[2]), die Jahrhunderte und Jahrtausende zu erleben und zu überdauern vermögen. Unter den Einjährigen freilich finden wir Zwerge neben Riesen, das fingergliedhohe Frühlingshungerblümchen *(Draba verna)* neben der schnellwüchsigen Sonnenrose *(Helianthus annuus)*, deren stattlichsten Varietäten die kurze Lebensdauer von einigen Monaten genügt, um ihre oberirdischen Organe zu einer Länge von vier Metern heranwachsen zu lassen. Das Lebensalter, während dessen unsere und die Bäume fremder Klimata zu ragenden Riesen

---

[1]) KORSCHELT, E., Lebensdauer, Altern und Tod. Jena 1917.

[2]) Vgl. Zusatz 1 (S. 24).

heranwachsen, ist für menschliche Begriffe so übermäßig lang, daß zu allen Zeiten die Menschen mit ehrfürchtigem Staunen zu ihnen als zu Organismen aufgeschaut haben, die länger leben als viele Generationen des eigenen Geschlechtes, und die Familien, ja Völker zu überdauern imstande sind: der heilige uralte Bo-Baum[1]) auf Ceylon *(Ficus religiosa)* wie die gottverwandten Eichen des Abendlandes erzählen uns übereinstimmend von dem Ursprung des Baumkultus und lassen ihn uns in dem hohen Alter finden, das die Bäume zu erreichen vermögen[2]). Wir wissen, daß die Edeltanne *(Abies pectinata)* ein Alter von 300 Jahren, Fichtenbäume *(Picea excelsa)* vierhundert Jahre erreichen können; *Larix*, die Lärche, kommt auf 500, der Bergahorn *(Acer pseudoplatanus)* auf 600, *Castanea vesca* auf 700 Jahre, die Bergkiefer *(Pinus montana)* kann 1000, die Eiche *(Quercus pedunculata)* bis 1500, die Eibe *(Taxus baccata)* 3000 Jahre alt werden[3])! Noch höher wird das Alter des kalifornischen Mammutbaumes *(Sequoia gigantea)* geschätzt, dessen älteste Exemplare vielleicht noch älter sind als die Pyramiden von Gizeh, die etwa dreitausend Jahre vor Beginn unserer Zeitrechnung erbaut wurden. Vielleicht bedeutet das Jahr 1868 für die Geschichte der unseren Planeten bevölkernden Organismen ein Datum von besonderem Interesse, da in ihm ein Unwetter den heiligen Drachenbaum von Teneriffa[4]) zerstörte *(Dracaena draco)* und mit ihm vielleicht den ältesten Organismus zu Fall brachte, der in unserer Erdepoche gelebt hat; sein Alter wird von manchen Autoren auf 6000 Jahre geschätzt[5]).

Es gibt keine höheren Tiere, die ein so ungeheures Maß von Zeit zu erleben imstande wären wie die soeben genannten Bäume; wir dürfen hinzufügen, daß höchstwahrscheinlich auch in früheren

[1]) Vgl. z. B. GÜNTHER, K., Einführung in die Tropenwelt. Leipzig 1911, 337 S.

[2]) Vgl. Zusatz 2.

[3]) Vgl. z. B. BÜSGEN, M., Bau und Leben der Waldbäume, 2. Aufl., Jena 1917, 28; KANNGIESSER, FR., Zur Lebensdauer der Holzgewächse (Flora 1908, **99**, 414); MÜLLER, K., Untersuchungen an Badischen Hochmooren, I, Über Jahresringbreiten u. Alter d. Bergkiefern *(Pinus montana)* (Naturwiss. Ztschr. f. Forst- u. Landw., 1916, **14**, 38); zahlreiche kasuistische Beiträge in den Jahrbüchern (Mitteilungen) der Deutschen Dendrol. Ges., besonders KANNGIESSER, FR. und JAQUES, A., Ein Beitrag z. Kenntnis der Lebensdauer von Zwergsträuchern aus hohen Höhen der Schweiz (Mitt. d. D. Dendrol. Ges., 1917, 87); ebendort eine Zusammenstellung der zahlreichen, das Alter der Pflanzen feststellenden Veröffentlichungen KANNGIESSERs.

[4]) SCHACHT, Madeira und Teneriffa mit ihrer Vegetation. Berlin 1859.

[5]) KERNER, Pflanzenleben, 1890, **1**, 672.

Jahrtausenden und Jahrmillionen keine gelebt haben, die mit dem rezenten Mammutbaum an Alter hätten wetteifern können: die Organisation der höheren Tiere scheint der Annahme, daß auch sie ein so ungemessenes langes Leben verbringen könnten, auf das entschiedenste zu widersprechen[1]).

In der Tat besteht zwischen höheren Tieren und Pflanzen ein Unterschied der Organisation, der für unsere Fragen von entscheidender Bedeutung ist: die Pflanzen sind im allgemeinen „offene" Formen, d. h. zu unbegrenztem Wachstum befähigt und erreichen daher niemals einen Zustand, in dem sie als ausgewachsen bezeichnet werden könnten; sie wachsen an ihren Vegetationspunkten ständig weiter und lassen ihre Sprosse und Wurzeln unbegrenzt immer länger werden, und bei Gymnospermen und Dikotyledonen bewirkt überdies das zwischen Siebteil und Holzteil des Stranggewebes liegende Kambium eine sehr beträchtliche, ständig fortschreitende Verdickung der Stämme und Wurzeln. Die Spitzen der ober- und unterirdischen Teile und die in der Nähe des Kambiums oder Verdickungsringes liegenden Gewebeschichten bestehen auch an den ältesten Individuen aus jungen Elementen. Bei den Tieren fehlt eine derartige Zuwachstätigkeit; in der großen Mehrzahl der Fälle wird ihre Organisation durch ein Stadium des Ausgewachsenseins gekennzeichnet, das viele Jahre und Jahrzehnte währen und den längsten Abschnitt im Leben des Individuums ausmachen kann: sie sind „geschlossene" Formen[2]).

Wenn wir oben für Tier- und Pflanzenreich auf die Beziehungen hinwiesen, die zwischen Körpergröße und Lebensalter der Organismen bestehen, so wäre nunmehr nachzutragen, daß die großen Vertreter des Pflanzenreichs deswegen so groß sind, weil sie sich ein sehr langes Leben hindurch fortwährend mit Wachstum betätigen können, während auch die langlebigsten unter den „geschlossenen" Tierformen die Hauptzeit ihres Lebens als ausgewachsene Individuen verbringen[3]).

Die „ewige" Jugend, die sich Trieb- und Wurzelspitzen auch der hundert- und tausendjährigen Gewächse zu erhalten vermögen, rettet freilich im allgemeinen auch die langlebigsten nicht vor Alter und Tod; dadurch, daß auch ihnen eine bestimmte Durchschnitts-

[1]) Vgl. Zusatz 3.
[2]) Vgl. Zusatz 4.
[3]) Vgl. Zusatz 5.

frist zubemessen bleibt, werden sie physiologisch den „geschlossenen" Tierformen ähnlich. Die Weißbuche *(Carpinus betulus)* erreicht ein Alter von durchschnittlich 150, die Rotbuche *(Fagus silvatica)* ein solches von 300 Jahren, die Obstbäume ein erheblich geringeres — und auch diejenigen Individuen, deren Vegetationspunkte noch sehr viel länger tätig bleiben, kommen früher oder später an das Ende ihrer Zeit. Die ein- und zweijährigen Gewächse vollends sehen wir schon nach sehr kurzen Fristen — trotz der „Offenheit" ihres Vegetationskörpers und der großen Zahl ihrer der Entwicklung noch harrenden Vegetationspunkte — ihr Leben beschließen.

Warum sterben sie?

Wenn nicht äußere Feinde wie die stille Arbeit der Parasiten und die zerstörende Kraft des Menschen oder unbelebte Agentien der Außenwelt wie Feuersbrunst, Sturm oder Erdbeben einem Baumriesen gewaltsam sein Ende bereiten, oder die meteorologischen Gewalten des Herbstes oder Winters den Annuellen das Leben nehmen, wird offenbar durch Lebenstätigkeit und Wachstum eines vieljährigen Gewächses selbst allmählich sein Ende vorbereitet. Schon die dauernde Größenzunahme eines Baumes kann seinem Gipfel aus Gründen der Meteorologie gefährlich werden. Man hat darauf hingewiesen, daß ein hoch ragender Wipfel die Folgen stärkerer Luftbewegungen zu tragen hat als ein niedriger[1]). R. STOPPEL[2]) hat darauf aufmerksam gemacht, daß in der Höhe einer Baumkrone wesentlich andere luftelektrische Verhältnisse herrschen als an der Erdoberfläche. Dazu kommen physiologische Faktoren verschiedenster Art; je höher ein Baum wird, um so größer wird der Abstand zwischen Erde und Sproßspitzen und um so schwieriger die Versorgung der letzteren mit Wasser und den im Wasser gelösten Stoffen, und um so schwieriger wird es für den Stamm, das immer bedrohlicher steigende Gewicht des Vegetationskörpers zu tragen[3]).

Wenn ein Sproß unter stets gleichbleibenden Bedingungen sich fortentwickeln könnte, so würden sein Wachstum und sein Leben unbegrenzt fortdauern. Diese Voraussetzung ist erfüllt für die im Boden sich entwickelnden, horizontal im Erdreich vorwärts

---

[1]) LUNDEGÅRDH, H., Die Baumarchitektur, Stockholm 1916.

[2]) STOPPEL, R., Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von verschiedenen Außenfaktoren. (Ztschr. f. Bot., 1916, 8, 609.)

[3]) Vgl. Zusatz 6.

wachsenden Sprosse, die wir Rhizome nennen. Rhizompflanzen wie *Polygonatum* oder *Paris* setzen mit ihren unterirdischen Teilen ihr Wachstum jahraus jahrein in gleichbleibender Weise fort; es es ist nichts davon bekannt, daß ihnen nach Ablauf einer bestimmten Frist Alter und Tod nahten[1]).

II.

Daß es altert, sagen wir von einem Gebilde — einem toten oder lebendigen — zunächst dann, wenn es Eigenschaften annimmt, die sein Alter erkennbar machen; wir verbinden mit dem Worte meist die Vorstellung, daß die das Alter anzeigenden Eigenschaften mit einer irgendwie gearteten Abnahme der Tauglichkeit oder der Funktionstüchtigkeit des betreffenden Gebildes oder seiner Teile Hand in Hand gehen. Im allgemeinen verbindet der Sprachgebrauch mit dem Worte Altern die Vorstellung von irreversiblen Veränderungen irgendwelcher Art, und bei den lebenden Naturkörpern die weitere, daß jene Veränderungen und die durch sie veranlaßte Funktionsänderung früher oder später den Tod des Organismus oder seiner alternden Teile herbeiführen.

Das Problem des Alterns interessiert am meisten in seiner Anwendung auf den Menschen. Die volkstümliche Deutung der am Menschen wahrgenommenen Entwicklung betrachtet es als selbstverständlich, daß das Altern erst in jenen späten Jahren einsetze oder einzusetzen habe, die dem Aufstieg des Individuums zum vollen Maß seiner Leistungsfähigkeit und seiner mehr oder minder langen Blütezeit folgen. Die wissenschaftliche Erörterung der Altersveränderungen und des Alterns läßt aber solche Auffassung nicht als durchführbar erscheinen; es bleibt kein anderer Ausweg, als den Beginn der Alterserscheinungen in den allerersten Lebensjahren, wenn nicht in der intrauterinen Vorzeit zu suchen.

Wie steht es mit dem Altern der Pflanzen? Lassen sich bei ihnen dieselben Symptome des Kräfteschwundes erkennen, der uns bei Betrachtung und Beurteilung jedes Menschenlebens so deutlich wird? und setzen diese oder irgendwelche anderen Anzeichen des Alterns ebenso früh ein, wie es die Pathologen für den menschlichen Körper angeben? und kann wie bei diesem auch bei dem Vegetationskörper der Pflanzen von Aufstieg und Entwicklungszenith die Rede sein, von welchen beim Menschen zu sprechen

---

[1]) Vgl. Zusatz 7.

auch diejenigen nicht unterlassen wollen werden, welchen der frühe Beginn vieler Altersprozesse bekannt ist? Von vornherein wird klar sein, daß die Beantwortung namentlich der letzten Frage den Pflanzen gegenüber besondere Schwierigkeiten in Aussicht stellt, da wir bei Beurteilung von Aufstieg oder Blütezeit oder absteigenden Entwicklungsphasen gern das mit den Jahren sich wandelnde subjektive Kräftegefühl des Menschen zur Grundlage machen, und in Anbetracht ihrer völlig abweichenden Organisation den Pflanzen gegenüber Analogien mit Mensch und Tier sich in dieser Frage nicht nutzbar machen lassen werden.

Ein Pflanzenkörper, der an hundert und tausend Spitzen sein Wachstum fortsetzt und an ihnen fortwährend neue, „junge" Organe produziert, altert offenbar in ganz anderem Sinne als eine geschlossene Tierform. —

Ebenso eindringlich wie die Bäume zu dem ungelehrten Beobachter des Pflanzenlebens als Träger einer besonders leistungsfähigen Vitalität sprechen, wirken die Laubbäume unserer Breiten auf ihn wie Symbole der Vergänglichkeit: das deutlich sichtbare Altern, der frühe Tod und der schnelle Zerfall der Laubblätter lehren, daß hier hundert- und aberhundertjährige Lebewesen alljährlich tausende von Organen produzieren, deren Lebensdauer auf einige Wochen und Monate beschränkt bleibt; manche Bäume fangen schon nach Verstreichen des längsten Tages an, sich ihres Laubes zu entledigen, andere behalten es bis zum September oder Oktober, die sog. Immergrünen vollends von einer Vegetationsperiode bis zur nächsten oder noch länger. Ähnliche Betrachtungen wie die Laubblätter der sommergrünen Pflanzen legen uns die Hinfälligkeit der Kelche und Kronen der Blüten, die Vergänglichkeit der Staubgefäße, der frühe Untergang der Kurztriebe mancher Pflanzen u. v. a. nahe.

Ähnliches wie für die kurzlebigen Organe der Gewächse gilt für manche Gewebsanteile des Pflanzenkörpers. Das Holzmassiv, das das Innere eines Baumstammes füllt, enthält nur in seinen äußeren Jahrgangszonen lebendige Elemente, die inneren bestehen durchweg aus toten Zellen. Ebenso steht es mit dem Holz vieljähriger Wurzeln. Wie das Holz verhält sich die Rinde: die ältesten Schichten sterben ab und werden als tote „Borke" früher oder später vom Organismus abgestoßen. Beispiele dafür, daß bestimmte Zellenarten früh zugrunde gehen, liefert uns das Schicksal der Gefäße, der Wurzelhaare und vieler lebender oberirdischer

Haarformen[1]). Den Untergang bestimmter Zellenanteile sehen wir bei Bildung vieler Fruktifikationsorgane automatisch eintreten — ich erinnere an das Epiplasma der Aszi, an den Tod zahlreicher Zellkerne in kernreichen Oogonien, an die Beseitigung der Kleinkerne kopulierender Diatomeen, an die Reduktion der Chromatophoren in männlichen Geschlechtszellen, an das Abfallen lebender Geißeln usw. usw.[2]).

Vergleichen wir die großen oder kleinen Anteile eines Pflanzenkörpers, die im typischen Verlauf seiner Entwicklung zugrunde gehen, mit denjenigen, welche zunächst noch — und vielleicht auf noch sehr lange Zeit — lebend bleiben, so ergibt sich zunächst, daß spezifische Eigentümlichkeiten irgendwelcher Anteile über Tod und Leben entscheiden: die Blätter sterben, die Internodien bleiben am Leben; viele Formen der Haare gehen zugrunde, die Schließzellen bleiben erhalten; die Markstrahlzellen und Holzparenchymanteile überleben die unmittelbar neben ihnen liegenden Holzfasern und Gefäße. Andrerseits zeigt sich deutlich der Einfluß der Zeit: die alten Jahrgänge des Holzes sterben ab, und in manchen Fällen schreitet das Absterben der Holzringe mit kalendermäßiger Pünktlichkeit alljährlich ebenso viel vorwärts als das Kambium für Neubildung von Holzmasse tätig gewesen ist. Die Wurzelhaare sterben in genau akropetaler Folge ab, wie sie in dieser entstehen, und in vielen Fällen gilt dasselbe für die Absterbefolge der Laubblätter.

Diese Betrachtungen mögen genügen, um eine Vorstellung davon zu geben, in welcher Weise am Pflanzenkörper der Prozeß des Alterns räumlich fortschreitet, und mit welcher Geschwindigkeit er sich ausbreitet und oft soeben entstandene Anteile vernichtet. Wurzelhaare werden nur wenige Wochen oder Monate alt; die Gefäße verlieren nach spätestens 2—3 Jahren ihr Protoplasma, die Holzfasern erheblich schneller, im allgemeinen binnen acht Wochen[3]).

Welches sind die Symptome des Alterns?

Die Unterschiede zwischen jungen und alten Zellen sind bekannt: alte ausgewachsene Zellen haben einen dünnen Zytoplasma-

---

[1]) BURKHARDT, W., Die Lebensdauer der Pflanzenhaare, ein Beitrag zur Biologie dieser Organe. Diss. Leipzig 1912. — Vgl. ferner Zusatz 8.

[2]) Vgl. Zusatz 9.

[3]) FRITZSCHE, ALFR., Untersuchungen über die Lebensdauer und das Absterben der Elemente des Holzkörpers. Diss. Leipzig 1910.

Wandbelag und eine oder mehrere große Zellsaftblasen — während jugendliche Zellen völlig mit Zytoplasma erfüllt sind und keine oder nur wenig umfangreiche Vakuolen besitzen. Das Streckungswachstum der Zellen, das in erster Linie durch starke Wasseraufnahme seitens der wachsenden Zellen gekennzeichnet wird, als Altersphänomen zu registrieren, wird durchaus zulässig sein, wenn wir den Begriff des letzteren weit genug fassen.

Aus der Histologie der tierischen Gewebe ist bekannt, daß sich alternde Zellen hinsichtlich ihrer Chemie von jugendlichen unterscheiden: die alternden Muskelzellen des Herzens u. a. beladen sich mehr und mehr mit „Alters- oder Abnutzungspigmenten" (Lipofuscinen), die als Produkt des Stoffwechsels der Zellen anzusprechen sind. Ähnliche „Schlacken" häufen vielleicht die grünen Zellen der Pflanzen mit dem von A. MEYER[1]) studierten Assimilationssekret ihrer Chloroplasten auf; ähnliche Altersbelastungen der Zellen dürfen wir in der Anhäufung mancher Membraninkrustierungsmittel, vor allem des Holzstoffes oder Hadromals, sehen. Auf den färberischen Unterschied, der zwischen den Membranen jugendlicher und alternder Zellen besteht, hat KLEBS[2]) aufmerksam gemacht. Die Nadeln der Koniferen sind um so gerbstoffreicher, je älter sie sind[3]); auch ihr Kalziumoxalatgehalt nimmt zu usf.

Über die funktionelle Bedeutung zytologischer Altersveränderungen gut informiert sind wir hinsichtlich des Vergilbens der Chloroplasten: es kann nicht zweifelhaft sein, daß der Verlust des Blattgrüns und das Auftreten einer Gelbfärbung den Verlust der Fähigkeit zur Photosynthese kund gibt[4]). Die Chromatophoren ändern in alternden Blättern nicht nur ihre Farbe, sondern schrumpfen auch — ebenso wie die Kerne derselben Zellen. Abnahme der Nukleolarsubstanz in alternden Blättern hat neuerdings KIEHN[5]) dargetan.

---

[1]) MEYER, A., Morphol. u. physiol. Analyse der Zellen der Pflanzen und Tiere. Bd. 1. Jena 1920, S. 313 ff.

[2]) KLEBS, G., Üb. d. Verhalten der Farnprothallien gegenüber Anilinfarben (Sitzungsber. Heidelberger Akad., Math.-naturwiss. Kl., Abt. B, 1919, 199).

[3]) KIRCHHOFF, F., Über das Verhalten von Stärke und Gerbstoff in den Nadeln unserer Koniferen im Laufe des Jahres. Diss. Göttingen, 1913.

[4]) MOLISCH, Über die Vergilbung der Blätter (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., Abt. I, 1918, 127, 3). MEYER, A., Eiweißstoffwechsel und Vergilben der Laubblätter von *Tropaeolum majus* (Flora 1918, 111, 112, 85).

[5]) KIEHN, Die Nukleolen von *Galtonia candicans*. Diss. Marburg, 1917.

Zu den strukturellen Kennzeichen alternder Zellen und Organe kommen die dynamischen. Junge Organe assimilieren intensiver als alte[1]; alte Schließzellen haben eine größere Spaltenweite als junge[2] usf. —

Auffallender als das Schicksal alternder Zellen und Gewebe ist — gemäß der Organisation der Pflanzen und dem sie kennzeichnenden dauernden Fortgang der Gewebe- und Organbildung — der Unterschied zwischen den von jungen und den von alten Meristemen (Urmeristemen wie Verdickungsringen) gebildeten Geweben und Organen.

Rein quantitativ ist der Unterschied, der sich bei vergleichender Messung des Jahreszuwachses junger und alter Bäume zu erkennen gibt; die Edeltanne *(Abies pectinata)* betätigt sich bis zum 15. Lebensjahr mit geringem Längenwachstum; dann steigert sich dieses bis zum 100. Jahr und sinkt dann wieder; ungefähr im Alter von 200 Jahren hat der Baum sein Höhenwachstum abgeschlossen. Ähnlich wie die Edeltanne verhalten sich auch andere Koniferen.

Daß die in der Jugend produzierten Organe andere Formen aufweisen („Jugendform") als die in späteren Lebensperioden (als „Folgeform") von denselben Individuen gelieferten, ist eine seit GÖBEL wiederholt studierte Erscheinung. Charaktere, die sich im Laufe von Jahrzehnten langsam entwickeln oder ändern, hat neuerdings BENEDICT beschrieben; er zeigte, daß bei der amerikanischen Rebe *Vitis vulpina* — und in ähnlicher Weise auch bei zahlreichen anderen Holzpflanzen (*Tecoma, Salix, Castanea, Quercus alba* u. a.) — „die Aderung der Blätter mit zunehmendem Alter des Mutterstockes eine bestimmte Veränderung erleidet; die durch die kleinsten Auszweigungen der Nervatur gebildeten Maschen des Geäders werden kleiner"[3].

Die Breite der Jahresringe unserer Bäume nimmt eine Reihe von Jahren hindurch zu, hält sich dann konstant und sinkt in

---

[1] WILLSTÄTTER u. STOLL, Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin 1918.

[2] LINSBAUER, K., Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen (Flora 1916, **109**, 100, 106). Vgl. auch BENEDICT (s. u.).

[3] BENEDICT, FR. M., Senile changes in leaves of Vitis vulpina L. and certain other plants (Cornell univers. agric. exper. station. June 1915, 281—365); zitiert nach MOLISCH, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 3. Aufl., Jena 1920, 255. Vgl. auch Internat. agr. Techn. Rundschau 1917; Ref. in Bot. Gaz. 1916, **61**, 435.



höherem Alter wieder[1]). Die Abietineen haben im ersten Jahresring die höchsten Markstrahlen; ihre Höhe vermindert sich dann anfangs schnell, später langsamer bis zum dauernden Bestand. Im Alter vergrößert sie sich wieder[2]). Die Tracheiden der Kiefer werden bis zum 40. Jahr immer länger[3]). Im Holz der Eichen nimmt nach R. HARTIG die Größe der Holzzellen bis zum 80. Jahre zu, um dann erhalten zu bleiben. Für die Buche stellte derselbe Forscher fest, daß bei ihr im Alter bis zu 30 Jahren 85 Gefäße auf 1 qmm der Durchschnittsfläche kommen, bei 30—60 Jahren 110, bei 60—90 Jahren 140, bei 90—120 Jahren nur 135.

Erscheinungen, die in einem oder anderm Sinne als Symptome des Alterns der Pflanzen aufgefaßt werden dürfen, ließen sich noch in großer Zahl anführen[4]), große Schwierigkeiten würden uns bei Prüfung der Frage entgegentreten, ob und inwieweit die hier erörterten Merkmale eines alternden Pflanzenorganismus seinen physiologischen Tod einleiten oder vorbereiten oder in welchem Sinne sie als Zeichen einer sich allmählich verbrauchenden Vitalität oder abnehmender Funktionstüchtigkeit zu deuten sind[5]).

III.

Manche Frage, zu der uns die Betrachtung des Alterns führt, läßt sich vielleicht bei Beschäftigung mit alternden Organen oder noch kleineren Einheiten leichter klären als beim Studieren alternder Organismen — vor allem deswegen, weil sich bei jenen der Prozeß des Alterns schneller abzuspielen pflegt als bei diesen, wenigstens was die den Botaniker beschäftigenden Organismen betrifft.

Die Blätter der sommergrünen Pflanzen werden nur wenige Monate alt[6]), die der immergrünen erleben mindestens zwei Vegetationsperioden. Die Blätter von *Prunus laurocerasus* bringen es bis auf 15 Monate, die von *Ilex aquifolium* auf 25 Monate, *Rho-*

[1]) BÜSGEN, M., Bau und Leben unserer Waldbäume. 2. Aufl. Jena 1917, 133.

[2]) BÜSGEN, M., a. a. O., 100.

[3]) OMEIS, Untersuchung des Wachstumsganges und die Holzbeschaffenheit eines 110jährigen Kiefernbestandes (Forstl.-naturwiss. Ztschr. 1895, 4, 137).

[4]) Vgl. auch die Zusammenstellung von FR. WEBER, a. a. O., sowie Zusatz 10.

[5]) Vgl. Zusatz 11.

[6]) Vgl. Zusatz 12.

dodendron ponticum auf 25 Monate, *Olea europaea* auf 26 Monate, *Hedera helix* auf 28 Monate, *Vaccinium vitis idaea* auf 29 Monate, *Laurus nobilis* auf 71 Monate[1]) oder sechs Jahre.

Die Nadeln der Koniferen erreichen zum Teil noch höheres Alter: die von *Pinus silvestris* werden 2—3, die von *Picea excelsa* 4—6, die von *Abies pectinata* 5—7 Jahre alt; Nadeln der spanischen *A. pinsapo* können vollends über 12 Jahre alt werden[2]). Das Alter eines Organs schwankt also innerhalb weiter Grenzen; daß die Ernährungsbedingungen, unter welchen ein Baum lebt, von großem Einfluß auf die Lebensdauer seiner Organe sein kann, wird nicht zu bezweifeln sein.

Sehr lehrreich ist das Beispiel der Fichte: bei einer Meereshöhe bis zu 230 m erreichen ihre Nadeln das schon erwähnte Alter von 4—6 Jahren, bei 600 m werden sie 7—8, bei 1400 m sogar 9, bei 1750 m vollends 10—13 Jahre alt; trotz der verkürzten Vegetationsdauer (oder infolge dieser?) nimmt das Lebensalter der Organe mit der Meereshöhe in erstaunlichem Maße zu[3]).

Gerade die an Koniferennadeln angestellten Untersuchungen zeigen aber, daß auch „innere" Faktoren entscheidend mitsprechen: bei *Pinus montana* werden die Nadeln in der Jugend des Baumes durchschnittlich 5 1/2 Jahre, in seinem Alter 7 1/2 Jahre alt; bei *Pseudotsuga Douglasii* werden die Nadeln des Haupttriebes meist 2 1/2—3 1/2, auch 4 1/2 Jahre, an den Seitentrieben meist 3 1/2—5 1/2 gelegentlich bis zu 7 1/2 Jahren alt; die Haupttriebnadeln der *Abies pinsapo* werden nur 3 1/2, die der Seitentriebe 9 1/2—12 1/2 Jahre alt. Vor allem der Unterschied in der Lebensdauer der an verschiedenen Astkategorien entwickelten Nadeln nötigt zu der Annahme, daß die Wirkungen, welche die Teile eines Baumes aufeinander ausüben, auch auf die Lebensdauer der Organe Einfluß haben. Durch Beispiele mannigfaltiger Art ließe es sich belegen, daß die Seitentriebe imstande sind, die Entwicklung der Hauptteile

---

[1]) HOFFMANN, K., Über Blattdauer (Bot. Ztg. 1878, **36**, Nr. 45, 46, 705); die Angabe über *Laurus* nach handschriftlicher Notiz des Verfassers in der Bibliothek des Gießener Botanischen Instituts.

[2]) MAY, Die Lebensdauer der Nadeln bei einigen immergrünen Nadelhölzern (Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen 1894, **26**); BÜSGEN, Bau und Leben der Waldbäume. 2. Aufl. Jena 1917, 218—219.

[3]) ZEDERBAUER, E., Beiträge zur Biologie der Waldbäume. II. Lebensdauer der Blätter (Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen 1916, **42**, 339; vgl. Bot. Zentralbl. 1917, **135**, 386).

zu hemmen[1]); vielleicht sind sie sogar imstande, die letzteren auszuhungern und ihre Lebensdauer abzukürzen; einen Beitrag zu der vielumstrittenen[2]) Erscheinung der an unseren Pyramidenpappeln wahrgenommenen Gipfeldürre lieferte VUILLEMIN[3]), dem es gelang, durch Beseitigung der unteren Äste die oberen zu retten und ihr Leben zu verlängern. In andern Fällen „beherrscht" der Hauptast die Seitenzweige und der von ihm ausgehende Einfluß bestimmt Wachstums- und Lebensdauer der letzteren. Die Nadelpaare, die wir an den Zweigen der Waldkiefer finden, sind, wie bekannt, Kurztriebe, d. h. Sprosse von früh begrenztem Längenwachstum, die bei der Kiefer nur zwei nadelförmige Blätter produzieren, und deren Vegetationspunkt hiernach seine Tätigkeit für alle Zeiten einstellt — es sei denn, daß die Spitze des Langtriebes, dessen Seitenäste die erwähnten Kurztriebe darstellen, auf irgendwelche Weise zugrunde geht; während die Kurztriebe normalerweise nach etwa zwei- oder dreijähriger Lebensdauer zugrunde gegangen und abgefallen wären, nehmen nach erwähnten Eingriffen, durch welche der von den Langtrieben auf die Kurztriebe ausgeübte Einfluß aufgehoben worden ist, die Vegetationspunkte der letzteren ihre Wachstumstätigkeit wieder auf und werden zu Langtrieben, welchen eine vieljährige Entwicklung bevorsteht. Ganz ähnliches liegt an den Zweigen der Laubbäume vor, wenn die an der Basis eines Jahrestriebs entwickelten Knospen unter dem Einfluß der über ihnen stehenden nicht zur Entwicklung kommen, sondern „schlafen", bis irgendein katastrophaler Zwischenfall die durch ihre Lage bevorzugten Konkurrenten beseitigt und die bis dahin ruhenden Knospen zum Treiben kommen läßt, oder bis nach jahrelangem Schlaf die untätigen Knospen schließlich zugrunde gehen.

Der „Kampf der Teile im Organismus", der sich in der gegenseitigen wachstumhemmenden, lebenbedrohenden Beeinflussung der Knospen und Zweige und überhaupt der Organe und Organkomplexe eines Individuums auswirkt, kostet ungezählten Organen und Vegetationspunkten eines Baumes das Leben: ein Eingriff in die normale Beschaffenheit eines Sproßsystems, der einigen seiner

---

[1]) Vgl. MOGK, W., Untersuchungen über die Korrelation von Knospen und Sprossen (Arch. f. Entwicklungsmechanik 1914, **38**, 584).

[2]) Vgl. z. B. MÖBIUS, Beiträge zur Lehre von der Fortpfl. der Gewächse. Jena 1897.

[3]) VUILLEMIN (C. R. Acad. Sc. Paris 1889, **108**, 632), zitiert nach MÖBIUS, a. a. O., 44.

Teile das Leben kostet, rettet es oft irgendwelchen anderen, deren Existenz von den Einflüssen abhing, die jene ausübten. Nicht minder überzeugend werden diese Einflüsse klar, wenn wir irgendwelche einzelnen Organe oder Stücke anderer Art aus ihrem organischen Zusammenhang lösen, und wenn wir feststellen, in welcher Weise die Isolierung ihr Entwicklungsschicksal und ihre Lebensdauer verändert. Der Gärtner „verjüngt" seine Kulturobjekte und findet, daß die als Stecklinge behandelten Triebspitzen viel freudiger wachsen, als sie es im natürlichen Zusammenhang an der Mutterpflanze taten. Durch Jahrzehnte und Jahrhunderte werden Pflanzen wie Pyramidenpappel, Banane usw. durch Stecklinge fortgepflanzt.

Die Vegetationspunkte dieser und vieler anderer Arten setzen also willig ihr Wachstum fort, wenn man sie rechtzeitig den schädlichen Wirkungen der Außenwelt oder irgendwie gearteten Korrelationen entzieht und unter günstigere Bedingungen bringt, als sie im normalen Zusammenhang des Organismus verwirklicht zu sein pflegen. Es gibt kein Ermüden oder Versagen, kein Schwinden der Wachstumsfähigkeit, keine erblich festgelegte Wachstums- und Lebensdauer.

Wie steht es mit den „kurzlebigen" Organen einer Pflanze? d. h. denjenigen Organen, welche als „geschlossene" bezeichnet werden dürfen, und für welche ein früh erreichter Zustand des „Ausgewachsensein" kennzeichnend ist?

Es läßt sich leicht zeigen, daß Blätter vieler Pflanzen dann, wenn man sie von ihren Achsen trennt und als Stecklinge behandelt, d. h. in feuchtes Erdreich verpflanzt, sich bewurzeln und noch sehr lange Zeit am Leben bleiben können; ja es hat sich sogar zeigen lassen, daß isolierte Blätter unter Umständen viel länger leben als die im normalen Organzusammenhang gebliebenen. Epheublätter hat MER sieben Jahre lang in seinen Stecklingkulturen am Leben erhalten[1]). Dergleichen Beobachtungen lassen keinen Zweifel daran, daß die Bedingungen, wie sie im normalen Zusammenhang des Organismus verwirklicht sind, zwar die einzige Kombination sein mögen, welche dem ganzen Individuum Fortsetzung seiner Entwicklung dauernd gestattet; für die einzelnen Organe und deren Lebensdauer sind sie keineswegs immer die optimalen; es ist vielmehr klar, daß im intakten Organismus Be-

[1]) MER, Bull. soc. bot. France, 1879, 26, 1; vgl. KÜSTER, Pathol. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 1916, 384.

dingungen verwirklicht sein können, welche das Leben mancher seiner Teile kürzer bleiben lassen, als es unter anderen Verhältnissen zu werden vermag.

Ein anderes Beispiel dafür, daß mechanische Trennung das Altern eines Organs verlangsamen und seinen Tod aufhalten kann, liefern uns die Versuche STAHLS: durchtrennt man im Herbst bei einem Blatt von *Ginkgo* oder anderen die Gefäßbündel streckenweise durch einen das Blatt quer spaltenden Schnitt, so bleiben die über diesem liegenden distalen Teile der Spreite noch lange grün, während die anderen in der typisch herbstlichen Weise altern und vergilben[1]).

An *Begonia*-Pflanzen sterben die alten Blätter einen Vertrocknungstod: löst man sie rechtzeitig ab und legt sie als Ganzes oder in Stücke zerschnitten auf ein Vermehrungsbeet, so sehen wir bei geeigneter Versuchsanstellung eine Fülle von neuen Pflänzchen aus ihnen hervorsprossen. Jedes von diesen leitet sich aus einer Epidermiszelle des Blattes her, die zugleich mit den anderen zugrunde gegangen wäre, wenn das Blatt ungestört im Zusammenhang mit dem ganzen Organismus geblieben wäre.

Auch das Leben einzelner Zellen kann man „retten" und erheblich verlängern, indem man sie aus ihrer natürlichen Verbindung löst und einzeln kultiviert: isolierte Zellen der Staubfadenhaare der *Tradescantia* wurden in HABERLANDTS Versuchen bis 26 Tage alt[2]).

Die tödlich wirkenden Korrelationen lassen sich in manchen Fällen auch anders als durch grob mechanische Eingriffe und räumliche Trennung der sich beeinflussenden Teile aufheben: bei herbstlich vergilbenden Blättern vieler Bäume läßt sich beobachten, daß diejenigen Stellen, die von parasitisch lebenden Pilzen befallen sind, länger grün bleiben, langsamer altern als die normalen, nicht infizierten Blattanteile[3]). Während im Herbst die Blätter unserer Eichen vertrocknen und zugrunde gehen, bleiben bestimmte Zellenkomplexe vor dem herbstlichen Tode bewahrt, wenn die Blätter von *Neuroterus lenticularis* oder ähnlichen Zynipiden infiziert werden: unter der Einwirkung der Parasiten entstehen flache,

[1]) STAHL, E., Zur Biologie des Chlorophylls. Laubfarbe und Himmelslicht, Vergilbung und Etiolement. Jena 1909.

[2]) HABERLANDT, Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1902, **111**, Abt. 1, 69).

[3]) RICHTER, O., Über das Erhaltenbleiben des Chlorophylls in herbstlich verfärbten und abgefallenen Blättern durch Tiere (Ztschr. f. Pflanzenkrankh., 1915, **25**, 385).

linsenförmige Gallen, die auch im Herbst noch am Leben bleiben, wenn ihr Mutterorgan rings um sie herum verwelkt und vertrocknet; die Gallen bleiben als isolierte Gewebskörperchen am Leben und gehen erst im nächsten Frühjahr zugrunde[1]).

Zusammenfassend stellen wir fest, daß nicht nur das Protoplasma der Vegetationspunktzellen die Anwartschaft auf Unsterblichkeit in sich trägt, sondern auch die Zellen anderer Pflanzenteile, auch diejenigen, welche kurzlebige, nur zu begrenztem Wachstum befähigte Organe wie die Blätter aufbauen helfen, länger, oft sehr erheblich länger leben können als unter normalen Umständen, daß sie ihre Teilungstätigkeit wieder aufnehmen, und daß ihre Deszendenz sogar Vegetationspunkte erzeugen kann, und damit ein Teil ihres Plasmas auf Entwicklungswege zu bringen ist, die soeben an der Hand anderer Beispiele zu erörtern waren. Wenn auch im normalen Verlauf der Dinge von Organen oder Zellen eine bestimmte Lebensfrist noch so regelmäßig eingehalten wird, so gibt diese doch keinen Aufschluß über die Fähigkeit jener Anteile zum Leben, sondern illustriert lediglich die Wirkung der normalerweise realisierten Bedingungen, deren Summe die Lebensdauer der Zellen oder Organe bestimmt. —

Fragen wir nach den physikalischen oder chemischen Faktoren, durch welche ein Teil des Organismus auf die anderen wirkt, insbesondere nach denjenigen, welche die Lebensdauer der zum Ganzen verbundenen Teile normieren, so bleibt uns kein anderer Weg als der in das Gebiet der Theorie uns führende.

Ich möchte in folgendem eine Annahme zur Prüfung empfehlen, die alle für unsere Betrachtungen bedeutungsvollen Korrelationen für chemisch bedingt hält und die lebenbedrohende und lebenverkürzende Wirkung, die so viele Teile eines reich gegliederten Ganzen aufeinander ausüben, auf Stoffwechselprodukte der lebenden Zelle zurückführt. Wie ein Organismus durch seine Stoffwechselprodukte seine Umgebung langsam vergiftet[2]), so vergiftet er auch seinen eigenen Vegetationskörper oder wenigstens diejenigen seiner Teile, die der Intoxikationsgefahr aus inneren oder äußeren Gründen am meisten ausgesetzt sind: die Vergiftung führt zu den Erscheinungen des Alterns und führt zum Tode, wenn die Anhäufung schädlicher Stoffwechselprodukte nicht rechtzeitig unter-

[1]) KÜSTER, Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911, 350 ff.

[2]) KÜSTER, Über chemische Beeinflussung der Organismen durcheinander Leipzig 1909.

brochen oder ihre lebenbedrohende Wirkung auf irgendwelche Weise paralysiert wird. Die Theorie lehnt es ab, über die Qualität der wirksamen Stoffwechselprodukte etwas auszusagen, und vermeidet es ausdrücklich, irgendwelche Strukturveränderungen alternder Zellen für den mikroskopisch nachweisbaren Ausdruck der „inneren Sekretion" zu erklären[1]).

Die Theorie nimmt ferner an, daß verschiedene Teile eines Organismus quantitativ und qualitativ sich hinsichtlich der hier interessierenden Stoffwechselprodukte verschieden verhalten: der eine wird mehr, der andere weniger produzieren und auf seine Umgebung wirken lassen; mit den chemisch differenten Stoffwechselvorgängen, die wir in Zellen ungleichen histologischen Charakters voraussetzen müssen, werden auch diejenigen Produkte wechseln, die hier als lebenbedrohende für uns im Vordergrund des Interesses stehen. So wäre anzunehmen, daß auch verschiedene Organe mit verschiedenartigen giftigen Produkten den Kampf der Teile im Organismus aufnehmen und ausfechten, und daß andererseits verschiedene Organe auch in verschieden hohem Maße gegenüber irgendwelchen im Organismus entstandenen Stoffen empfindlich sind. Manche Beobachtungen lassen an die Möglichkeit denken, daß z. B. die Blüten und Früchte andere Stoffwechselprodukte abgeben und in den vegetativen Teil des Organismus fließen lassen, als von letzterem selbst ausgehen; auch ließe sich die Vermutung verteidigen, daß z. B. die Wurzeln hinsichtlich der wirksamen Stoffwechselprodukte sich anders verhalten als die oberirdischen Organsysteme[2]).

IV.

Wenn die Anhäufung und die Wirkung von Stoffwechselprodukten für die Erscheinungen des Alterns verantwortlich gemacht werden sollen und können, so ließe sich folgern, daß die Einschränkung jener Stoffproduktion oder Stoffanhäufung eine Verlängerung des Lebens ermöglichen, ja naturnotwendig herbeiführen

[1]) HENSEN, V., Tod, Zeugung und Vererbung unter besonderer Berücksichtigung der Meeresbewohner (Wiss. Meeresunters., N. F., Bd. **16**, Abt. Kiel, 1). Über die Theorien, die sich mit der Bedeutung von Stoffwechselprodukten für das Altern befassen vgl. z. B. LIPSCHÜTZ. — Botanischerseits hat ZLATAROFF (Über das Altern der Pflanzen, Ztschr. f. allg. Phys., 1915, **17**, 205) die Frage nach den wirksamen Stoffen experimentell zu fördern versucht, vermochte aber keine nennenswerten Beiträge zu liefern.

[2]) Vgl. Zusatz 13.

würde, und ihre völlige Ausschaltung das Sterbliche unsterblich werden ließe.

Eine Annäherung an dieses Ziel wäre vielleicht auf mehr als einem Wege erreichbar: durch Verminderung der hypothetischen Stoffwechselprodukte, durch ihre rechtzeitige Ableitung, durch chemische Umsetzungen, welche jene schädlichen Stoffe zu unschädlichen verwandeln.

Die Lebensdauer vieler Sporen, vieler Samen und auch der vegetativen Teile vieler niederer Pflanzen läßt sich, wie bekannt, um viele Jahre und Jahrzehnte verlängern, wenn man sie trocken aufbewahrt oder unter anderen ihnen zuträglichen Bedingungen ruhen läßt[1]. Manche Moose können Trockenheit viele Monate ertragen[2]; Fruchtkörper von *Daedalea bicolor* behalten ihre Lebensfähigkeit sieben Jahre[3]. Samen der *Mimosa pudica* können sechzig Jahre ruhen, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren, also ohne ihr Leben einzubüßen[3], Moosprotonemata halten es ein halbes Jahrhundert in der Trockenheit aus[4], und manche Blaualgen *(Nostoc, Nodularia)* bleiben in trockener Erde bis 70 Jahre lang am Leben[5], Bakterien halten es im Zustand der vita minima nach NESTLER wohl an die hundert Jahre aus[6], und, wenn GALIPPEs Befunde sich bestätigen ließen, sind noch im Bernstein lebende Bakterien enthalten, die in den Zeiten, zu welchen die längst ausgestorbene *Picea succinifera* des Tertiärs noch grünte, von dem rinnenden Harz eingeschmolzen und konserviert wurden[7]!

Wir werden annehmen, daß der Stoffwechsel in ruhenden, zumal in völlig trockenen Zellen außerordentlich schwach, die Anhäufung der sein Altern fördernden Stoffwechselprodukte daher ganz geringfügig ist, und daß die Langsamkeit, mit welcher der hypothetische Selbstvergiftungsprozeß fortschreitet, den Tod aufhält, das

[1]) SCHRÖDER, G., Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen (Arb. Tübinger Inst. 1886, **2**, 1).

[2]) BULLE a. CAMERON, Transact. Roy. Soc. Canada 1912; vgl. Bot. Gaz. 1914, **58**, 375.

[3]) Zahlreiche Literaturangaben; z. B. bei MOLISCH, Der Scheintod der Pflanze (Populäre biol. Vorträge, Jena 1920, 181).

[4]) BRISTOL, B. M., in New Phytologist, 1916, **15**, 137—143.

[5]) BRISTOL, B. M., in New Phytologist, 1918, **18**, 92.

[6]) NESTLER, Zur Kenntnis der Lebensdauer der Bakterien (Ber. d. d. bot. Ges., 1910, **28**, 7).

[7]) GALIPPE in C. R. Acad. Sc. Paris **170**; vgl. Naturwiss. Wochenschr., 1920, **19**, 508, deren Referat naheliegende Zweifel an der Richtigkeit der Ergebnisse ausspricht.

Leben verlängert[1]). Vielleicht gelingt es einmal durch sehr niedrige Temperaturen, die den absoluten Nullpunkt erreichen oder noch unter ihn sinken, jeden Stoffwechsel unmöglich zu machen: es wäre die Möglichkeit zu erwägen, daß dann das Leben bis zur Unsterblichkeit konservierbar würde[2]).

Unsterblichkeit ist der Organismenwelt nicht fremd, auch der im Vollbetrieb ihres Stoffwechsels stehenden nicht. Die Einzelligen, die fortwährend ihre lebendige Leibessubstanz vermehren und durch Zellenteilung zerlegen, kennen nach einer in den letzten Jahren besonders lebhaft diskutierten Lehre keinen physiologischen Tod[3]). Welche Faktoren konservieren ihr Leben? Welche Wirkungen schalten die Einflüsse lebenbedrohender Stoffwechselgifte aus oder setzen deren Produktion hinreichend stark herab?

Es liegt nahe, in den Wachstums- und Teilungsprozessen selbst nach der Ursache der Protistenunsterblichkeit zu suchen und anzunehmen, daß durch Wachstum und Teilung Bedingungen in der Zelle geschaffen werden, welche einen physiologischen Tod ausschließen. Würde wohl ein Protist auch dann „unsterblich" sein, oder würde er auch nur bemerkenswerte Langlebigkeit erkennen lassen, wenn durch äußere Bedingungen Wachstum und Teilung ihm unmöglich gemacht würden?

Über Verhalten und Lebensdauer nicht wachsender pflanzlicher Zellen hat Rubner[4]) in seinen Hefestudien Betrachtungen angestellt. Er erkannte „das Wachstum als unentbehrliches Glied im Leben der Zelle mit Rücksicht auf einen gesunden Zellbestand"; „das Hinsiechen der wachstumlosen Zellen ist .... ein rasches; auch bei reichlicher Ernährung, die den N-Bestand der Zelle wenigstens sichern könnte, verfällt sie der Degeneration, weil — es mag ein Mangel ihrer Organisation sein — ein endozellularer Aufbau ohne Wachstum unmöglich ist".

Versuche, die durch individuelle Beobachtung einzelner Zellen deren Schicksal verfolgen, indem sie durch geeignete Kulturbedingungen ihre Wachstums- und Teilungstätigkeit aufhalten und völlig unterdrücken, sind — soweit ich weiß — bisher nur an tierischem Protistenmaterial angestellt worden. Paramäzien halten

[1]) Vgl. Zusatz 14.

[2]) Vgl. Zusatz 15.

[3]) Vgl. Zusatz 16.

[4]) Rubner, M., Die Ernährungsphysiologie der Hefezelle bei der alkoholischen Gärung (Arch. f. Phys., 1912, Suppl.-Bd., bes. 347).

sich, wenn man sie unter geeignete Bedingungen bringt[1]), viele Wochen lang in bestem Zustand (bis zu 32 Tagen), ohne sich zu teilen. Ebenso langlebig wie die von CRAMPTON untersuchten Paramäzien sind gewiß nicht nur andere Protisten[2]), sondern auch die Zellen anderer Organismen. Die Natur liefert uns ein aufschlußreiches Experiment, indem sie Spermatozoen der Honigbiene im Receptaculum seminis ein Alter von drei Jahren erreichen läßt. Ähnliches ist für die Spermatozoen des Salamanders bekannt[3]).

Daß die von CRAMPTON gefundenen Zeitwerte das Äußerste zum Ausdruck bringen, was von der Lebensdauer ungeteilter Zellen zu erwarten wäre, wird durch nichts wahrscheinlich gemacht. Im Gegenteil läßt sich mit Sicherheit annehmen, daß eine Verbesserung der Kulturmethoden noch sehr viel höhere Werte erzielen lassen wird[4]). Wo die Grenzen für die Lebensdauer ungeteilter Zellen liegen mögen, läßt sich auch nicht vermutungsweise zurzeit angeben.

Es ist nicht eben wahrscheinlich, daß zwischen tierischen und pflanzlichen Zellen so tiefgreifende Unterschiede der Organisation bestünden — derart, daß für die pflanzliche Zelle keine Bedingungen gefunden werden könnten, welche ihr langes Leben ohne Teilung gestatteten. Wenn bisher für isolierte Zellen botanischerseits noch keine positiven Befunde angeführt werden können, so liefert andererseits die Histologie der Pflanzen ausgezeichnete Belege für die Langlebigkeit von Zellen, die im natürlichen Gewebeverband nachweislich jahre- und jahrzehntelang am Leben bleiben und keinerlei Teilungen erfahren: im Holz der Bäume bleiben parenchymatische stärkeführende Elemente sehr oft dreißig Jahre lang unverändert zwischen den toten Bestandteilen des Holzes erhalten, ja sogar 70 und 80 Jahre alt können sie werden, ohne Wachstum oder Teilung zu erfahren[5]); die Markzellen der Birke erreichen ein Alter von 40 Jahren usf.[6]). Auch in Fällen wie diese es sind, wird die Annahme gerechtfertigt sein, daß auch die hohen Zeitbeträge von 80 Jahren noch gelegentlich, d. h. unter noch „günstigeren" Bedingungen weit übertroffen werden könnten.

[1]) CRAMPTON, G. C., Experiments performed upon Protozoa confined in capillary tubes (Arch. f. Protistenkde., 1912, 27, H. 1, S. 9).

[2]) OEHLER, R., Gereinigte Ziliatenzucht (ibid. 1920, 41, H. 1, S. 31, 48).

[3]) SCHUMANN, S. V., Die Individualität der Zelle. Jena 1914.

[4]) Vgl. OEHLER, a. a. O.

[5]) STRASBURGER, Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen in der Pflanze. Jena 1891.

[6]) Vgl. A. FRITZSCHE, Diss., a. a. O.

Wir wissen nichts über die auserwählte Kombination von Bedingungen, welche eine ungeteilt bleibende Holzparenchymzelle vielleicht hundert und zweihundert Jahre alt werden und noch höheres Alter erreichen läßt; gewiß ist aber, daß die Aussichten einer sich teilenden Zelle bezw. ihres Protoplasmas auf hohes Alter ungleich günstiger sind als für die ungeteilt bleibenden. Wenn auch die letzteren irgendwie den Wirkungen der hypothetischen lebenbedrohenden Stoffwechselprodukte unter bestimmten Bedingungen zu entgehen vermögen, so führt offenbar die Teilung viel sicherer zu demselben Ziel und bedeutet für Zellen verschiedenster Herkunft eine wahre „Verjüngung".

Die von RUBNER angedeuteten Beziehungen zwischen Teilung der Zellen und Dauerfähigkeit ihres Protoplasmas bestehen offenbar in beiden Organismenreichen gleichermaßen. Die Kambiumzellen der Bäume und die Vegetationspunkte ihrer Zweige sehen wir Jahrhunderte und Jahrtausende erleben; aber an beiden Stellen spielen sich unausgesetzt Teilungen ab. Das Leben ihres Protoplasmas ließe sich unter bestimmten Bedingungen wohl von der Teilungstätigkeit unabhängig machen und experimentell für sehr lange Zeiträume erhalten; wir müssen aber hinzufügen, daß die in der Natur auf jene Zellen wirkenden Bedingungen nur dem Protoplasma der sich teilenden Zellen ein hohes Alter gewährleisten — ebenso wie die in der freien Natur verwirklichten Bedingungen nur den sich teilenden Protisten Unsterblichkeit verleihen.

In welchen Wirkungsweisen ist diese im Leben der Zelle so ausgezeichnete Rolle des Wachstums zu suchen? unterbleibt beim Wachstum die Produktion der lebenbedrohenden Stoffe? oder werden die Stoffe zwar gebildet, aber rechtzeitig ausgeschieden oder innerhalb der Zelle unschädlich gemacht? Viele Möglichkeiten ließen sich diskutieren. Ich unterlasse es, in weitschweifigen Erörterungen diesen Fragen nachzugehen und begnüge mich damit, die Annahme zu verteidigen, daß auch in wachsenden und sich teilenden Zellen eine allmähliche stoffliche Veränderung vor sich gehen kann, die freilich unter optimalen Lebensbedingungen so stark verlangsamt ist, daß erst nach gewaltigen Zeiträumen eine bedrohende Wirkung angehäufter Stoffwechselprodukte zur Geltung kommen kann, d. i. beim spontanen Degenerieren oder Aussterben einer Rasse oder Art[1]).

[1]) Über Alterserscheinungen im Plasma der Vegetationspunkte vgl. Zusatz 17.

Schließlich wäre in diesem Zusammenhang noch der Vorgänge der Befruchtung zu gedenken. Auch durch sie wird alterndes Material „verjüngt". Ist vielleicht auch in ihr der Natur ein Mittel gegeben, die Wirkung lebenbedrohender Stoffwechselprodukte zu paralysieren?

Wir wissen zwar aus den Untersuchungen WOODRUFFS[1]), daß Befruchtung für Paramäzien und ihre Fortentwicklung durch Tausende von Generationen keineswegs die Rolle einer unerläßlichen Voraussetzung spielt, und als entbehrlich in demselben Sinne erkannte HARTMANN die Befruchtung für *Eudorina elegans*, die er rein vegetativ 600 Generationen hindurch züchten konnte.

Der Nachweis, daß farblose wie grüne Zellen unter bestimmten Außenweltsbedingungen sich hundert- und tausendfältig vermehren können, ohne daß Alterserscheinungen an ihnen wahrnehmbar werden, ist erbracht; es bleibt aber die Frage offen, ob nicht unter anderen Lebensbedingungen, die wir vielleicht „minder günstige" zu nennen geneigt sind, im Laufe der Zeit und nach einer hinreichend großen Zahl von Teilungen in den genannten Organismen oder in Zellen anderer Art Zustände eintreten können, die zu Degeneration und Tod führen, wenn sie nicht behoben werden? Sollte die Befruchtung vielleicht ein Akt sein, der zur Beseitigung solcher innerer Schwierigkeiten und Hemmungen tauglich ist[2])? Will man diese Frage bejahen oder wenigstens die mit ihr angedeutete „Erklärung" der dem Befruchtungsvorgang innewohnenden Bedeutung als aussichtsreich anerkennen, so wird man voraussetzen müssen, daß jede Befruchtung, auch die als isogam bezeichnete einen Stoffausgleich bedeutet, indem zwei irgendwie chemisch verschiedene Einheiten sich bei jedem Sexualakt miteinander verbinden[3]).

---

[1]) WOODRUFF, Two thousand generations of *Paramaecium* (Arch. f. Protistenkde., 1911, **21**, 263).

[2]) CHILD (Senescence and regenerescence. Univ. of Chicago Press, 1915) betrachtet die Keimzellen als besonders alte oder gealterte Zellen, die durch Fusion sich verjüngen.

[3]) Vgl. hierzu BLAKESLEE, Sexual reproduction in the Mucorineae (Proc. americ. Acad. 1904, **40**), KNIEP, H., Untersuchungen über den Antherenbrand *(Ustilago violacea)*, Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem (Zeitschr. f. Bot., 1919, **11**, 257), Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung (Verh. phys.-med. Ges. Würzburg 1919).

V.

Man hat die Erscheinung des Alterns auf Grund der an Metazoen und Metaphyten studierten Erscheinungen schon wiederholt im Zusammenhang mit den Vorgängen der Differenzierung betrachtet. In der Tat bestehen zwischen diesen und jener bedeutungsvolle Beziehungen, auf die namentlich auch vom Standpunkt der hier vertretenen Theorie einzugehen Anlaß vorliegt.

Die vielzelligen Lebewesen zeigen fast durchweg in ihrem Zellenbestande Differenzierungen, d. h. sie bestehen aus Zellen verschiedener Art. Die Mannigfaltigkeit unter der Nachkommenschaft einer Zelle kommt dadurch zustande, daß auf gleichartig veranlagte Zellen ungleichartige äußere Bedingungen einwirken und sie zu verschieden ausgestatteten Einheiten werden lassen — oder daß bei der Teilung eine Zelle von verschiedenen Seiten von verschiedenartigen Außenweltsbedingungen getroffen wird, so daß ungleichartig veranlagte Tochterzellen aus ihr hervorgehen — oder daß die Teilung einer Zelle trotz gleichartig von allen Seiten wirkenden Außenweltsfaktoren aus Gründen, welche in der Zelle selbst liegen, „inäqual“ erfolgt und ungleichartig veranlagte Tochterzellen liefert[1]).

Höchstwahrscheinlich spielen bei der Differenzierung chemische Leistungen der Zellen und Zellensorten eine wichtige Rolle. Bei der inäqualen Teilung wird vor allem an chemische Differenzierungen zu denken sein, welche die ungleiche Qualifikation der von einer Mutterzelle sich ableitenden Tochterzellen ausmachen oder vorbereiten. Andrerseits gehen von ungleich gearteten Zellen, gleichviel auf welchem Wege die zwischen ihnen bestehenden Unterschiede zustande gekommen sind, gemäß der Eigenart ihres Stoffwechsels ungleiche chemische Wirkungen auf ihre Nachbarschaft aus. Ungleichartig veranlagte Zellen werden sich vermutlich auch ungleich schnell und ungleich wirksam mit den hypothetischen Stoffwechselprodukten beladen, die wir für das Altern verantwortlich gemacht haben[2]). Das Auftreten dieser Stoffe ist vielleicht zuweilen die Ursache der Differenzierung eines bis dahin homogenen Gewebematerials.

Die Beziehungen, welche zwischen Differenzierung und Altern bestehen, sind bei den Pflanzen allem Anschein nach nicht ohne weiteres mit den am Tierkörper beobachteten oder für ihn erschlossenen gleichzustellen. Wohl sehen wir auch für die pflanz-

---

[1]) KÜSTER, Über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1918, 36, 54).

[2]) Vgl. Zusatz 18.

lichen Organismen in der Bildung und Anhäufung der auf dem Wege der inneren Sekretion entstandenen Stoffe gleichermaßen die Ursache vieler Differenzierungen und der Alterserscheinungen; doch ist bei den Pflanzen auch bei weitgehender Differenzierung ihrer Gewebe noch nichts Endgültiges über ihr Altern als eine zum Tode führende Erscheinung gesagt. Wir wissen, daß in vielen Fällen — und vielleicht würden wir bei besserer Einsicht in die Wirkung äußerer Bedingungen auf die hier in Rede stehenden Vorgänge sagen dürfen, daß in allen Fällen — vollkommen differenziertes Gewebe, das als „Dauergewebe“ bereits jede Zellenteilungstätigkeit aufgegeben hat, sich wieder „verjüngen“ kann; wir sehen, daß aus alternden Blättern Wurzeln und *(Begonia)* Sprosse sich entwickeln können, daß aus Mark und sekundärer Rinde zunächst ein Kallus, später Vegetationspunkte entstehen, wenn nur die alternden Zellen dieser Organe oder Gewebe unter die „richtigen“ Bedingungen gebracht werden[1]. Welche Kombination von Faktoren die „richtige“ sein, d. h. zu Verjüngung, erneuter Teilungstätigkeit und schließlich zu Produktion meristematischer Sproß- und Wurzelspitzen befähigen mag, vermögen wir zwar noch nicht befriedigend zu analysieren; aber wir wissen, daß sie vorzugsweise durch Verwundung und durch Zerstückelung bestimmter vegetabilischer Objekte in ihren Zellen verwirklicht werden, d. h. nach Störung der im normalen Verband des Organismus wirkenden Korrelationen, von welchen oben die Rede war, und als deren Wirkung wir den physiologischen Tod so vieler Zellen, Gewebe und Organe kennen gelernt haben.

Wir folgern, daß zunächst bei denjenigen Arten, die zu erwähnten Regenerationsleistungen befähigt sind, die Differenzierungsvorgänge selbst oder diejenigen Stoffwechselprodukte, welche diese anregen, noch nicht den physiologischen Tod des Plasmas der differenzierten Zellen unausbleiblich machen, daß vielmehr auch das Plasma der differenzierten Zellen noch potentiell unsterblich bleibt[2].

[1] Die Verjüngung, d. h. die Rückkehr zur Facies der meristematischen, dauernd teilungsfähigen Urmeristemzelle erfolgt nicht direkt, sondern auf dem Umweg über zahlreiche Zellenteilungen („Kallusbildung“; vgl. KÜSTER, Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., Jena 1916, 137).

[2] Vgl. hierzu die Theorie MINOTs (The problem of age, growth, and death, London 1908, ferner Moderne Probleme der Biologie, Jena 1913).

Zusätze und Anmerkungen

1. Außerordentlich große Organismen, ja die größten aller pflanzlichen Lebewesen finden sich im Reich der niederen Gewächse, unter den Algen. *Nereocystis*, *Macrocystis* und ähnliche Braunalgen werden 2—400 m groß. Über ihr Lebensalter ist nichts Sicheres bekannt.

2. Der früheste Bericht eines naturwissenschaftlichen Autors über das Alter der Bäume und über den Eindruck, den dieses auf die Phantasie der Menschen macht, und der erste, der — wie GOETHE „Eichen und Bergeshöhen" — die uralten Baumgestalten mit den Riesen der unbelebten Natur zusammenstellt, stammt wohl von PLINIUS[1]: in eadem septentrionali plaga Hercyniae silvae roborum vastitas intacta aeris et congenita mundo prope immortali sorte miracula excedit. ut alia omittantur fide caritura — läßt PLINIUS die Phantasie berichten — constat attolli colles occursantium inter se radicum repercussu aut, ubi secuta tellus non sit, arcus ad ramos usque et ipsos inter se rixantes curvari portarum patentium modo, ut turmas equitum tramittant.

3. Die Frage, was im Pflanzenreich als ein Individuum aufgefaßt werden soll, kann hier nicht erörtert, darf andererseits nicht völlig umgangen werden.

Ein Individuum wird vor allem dadurch gekennzeichnet, daß es ein Kontinuum darstellt, sich aus einem Stück geformt uns zeigt und als dauernd lebensfähiges Gebilde sich bewährt.

Die von der Definition geforderte Kontinuität schließt es aus, die in ausgedehnten Gewässern vorhandenen Helodeastücke der Auffassung HUXLEYs folgend als ein Individuum gelten zu lassen; ebenso hindert uns dieselbe Definition, in dem lebendigen Kontinuum, das ein Weidenstrauch oder Pappelbaum darstellt, eine so große Zahl von Individuen zu sehen, als Zweige oder gar als

---

[1]) PLINIUS, Nat. Hist., XVI, § 6.

Internodien zu zählen sind. Wenn auch ein Weidenbaum hiernach ein Individuum ist, so kann er doch in viele Individuen zerlegt werden: es ist ein Vorgang der Vermehrung, der sich bei der gewaltsamen Zerstückelung eines Weidensproßsystemes abspielt. Wir wollen im Individuum etwas Ungeteiltes, aber nicht etwas Unteilbares sehen. Wie weit man die Teilung treiben kann, ohne den Fragmenten den Anspruch auf die Bezeichnung von Individuen zu nehmen, ist eine Frage, die der Physiologe von Fall zu Fall prüfen muß.

Wie ein Individuum in mehrere oder viele sich zerlegen lassen kann, ebenso können auch mehrere Individuen zu einem Individuum sich vereinigen — so z. B. wenn zwei Gameten miteinander verschmelzen, wenn mehrere Schleimpilzamöben zum Plasmodium zusammenfließen, wenn Pfropfreis und Unterlage sich miteinander verbinden, wenn die Wurzeln benachbarter Fichtenstämme miteinander verwachsen und eine lebendige Kontinuität unter sich herstellen usw. —

Botanischerseits wurde die Frage nach der Individualität der Organismen zuletzt von FRITSCH behandelt[1]); ich verweise auf die von ihm zitierte Literatur.

4. Nicht alle Tiere sind geschlossene, nicht alle Pflanzen offene Formen. Unter den Fischen und den Reptilien, um zunächst bei den Vertebraten zu bleiben, finden sich viele, von welchen sich annehmen läßt, daß sie zeitlebens — wenn auch nur langsam und im Gegensatz zu den offenen Pflanzenformen ohne Produktion neuer Organe — ihr Wachstum fortsetzen. Die riffbildenden Korallen vollends sind tierische Organismen, die unbegrenzt weiter wachsen können[2]) und hierin die langlebigsten Pflanzenformen erreichen und übertreffen[3]). Unter den Pflanzen finden wir nur bei den niedersten Formen solche, die als geschlossene bezeichnet werden können: die Individuen eines *Cosmarium*, eines *Pleurosigma* und anderer Protisten dürfen in gewissem Sinne ebenso wie etwa die Zellentafeln eines *Pediastrum*

---

[1]) FRITSCH, K., Das Individuum im Pflanzenreich (Naturwiss. Wochenschr. 1920, Nr. 39, **19**, 609).

[2]) Vgl. PÜTTER, Vergleichende Physiologie. Jena 1911, 431.

[3]) Schwierigkeiten in der Entscheidung dieser Frage ergeben sich aus denselben, welche einer allseits befriedigenden Umgrenzung des Begriffs „Individuum" im Wege stehen (s. u.). Vgl. ferner die von DOFLEIN geäußerten Bedenken.



geschlossen genannt werden. Bei den mit Vegetationspunkten ausgestatteten Pflanzen dürfen wir offene und geschlossene Organe voneinander unterscheiden: geschlossen sind die Blätter jeder Art (von wenigen Ausnahmen wie *Lygodium, Utricularia* u. a. abgesehen), die Früchte, die Samen; offene sind die Sprosse und Wurzeln.

5. Die Organisation der Pflanzen als „offene" Formen und die weitgehende Abhängigkeit ihrer Organ- und Gewebeproduktion von den Außenweltsbedingungen erklärt es, daß in sehr viel zahlreicheren Fällen das Alter einer Pflanze, eines Organs oder Organkomplexes, ja auch einer Zelle oder Zellenteils an seinen Struktureigentümlichkeiten abgelesen werden kann, als es im Tierreich der Fall ist (Otolithen, Muschelschalen, Teleostierschuppen). Vor allem kommt das „geometrische Geschlecht" der Koniferen in Betracht mit den Jahresetagen seiner Sproßsysteme; auch an den Jahreszuwachs von Rhizomen wie den des *Polygonatum*, an die Jahresstockwerke des *Hypnum splendens* usw. wäre zu erinnern. Allgemein bekannt sind die „Jahresringe", die den Holzkörper der Bäume zu einem Bericht über ihr Alter und die von ihnen erlebten Katastrophen verschiedenster Art machen. Von dem Rhythmus der Außenweltsbedingungen unabhängig erweisen sich diejenigen gebänderten Gewebe, die in einer Vegetationsperiode mehr als eine Zone ansetzen, wie die Rinde der Linde, die alljährlich zwei Bastfaserzonen ausbildet[1]). „Tagesringe" sind namentlich von den Pilzen her bekannt, deren Myzelscheiben sich jeden Tag um einen deutlich erkennbaren Ring weiter ausdehnen[2]). Nach A. Meyer wachsen die Stärkekörner rhythmisch und ihre Zonen und Schichtung entsprechen dem Wechsel von Tag und Nacht[3]).

[1]) Über rhythmisch gebautes Holz, dessen Zonen zahlreicher sind als die Jahre seines Wachstums, vgl. z. B. Daniel, Sur les relations existant entre l'âge des Dicotylédones et le nombre des couches successives de leurs bois secondaires (C. R. Acad. Sc. Paris 1913, **156**, 1554).

[2]) Vgl. z. B. Munk, Bedingungen der Hexenringbildung bei Schimmelpilzen (Zentralbl. f. Bakt., II, 1912, **32**, 359); Küster, Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen, 3. Aufl., 1921, 142.

[3]) A. Meyer, Untersuchungen üb. d. Stärkekörner. Jena 1895, 224 ff.; vgl. hierzu Küster, Über die Schichtung der Stärkekörner (Ber. d. D. Bot. Ges. 1918, **36**, 10); ohne die Kompliziertheit der in der lebenden Zelle waltenden Bedingungen zu unterschätzen, glaube ich, daß meine an jungen Kartoffelstärkekörnern vorgenommenen Schichtenzählungen auch nach A. Meyers Kritik (Morph. u. phys. Analyse d. Zelle, Bd. 1, Jena 1920, 258) noch Anspruch auf Beachtung haben. — Neuerdings hat man

6. Auch histogenetische Faktoren sprechen in dem Sinne mit, daß durch sie das Verhältnis eines Baumes zur Außenwelt und ebenso die in seinem Innern verwirklichten Lebensbedingungen sich durch seine Wachstumstätigkeit fortwährend ändern. Durch die fortgesetzte Tätigkeit des Verdickungsringes ändert sich das Verhältnis in der Masse der verschiedenen Gewebearten und ebenso sehr das Verhältnis von Stamm- und Wurzelvolumen zur Oberfläche der Organe. Welche Wirkungen diese Änderungen auf das Leben der vieljährigen Pflanzen haben, ist freilich nicht bekannt; daß sie belanglos für dasselbe seien, ist nicht wahrscheinlich.

7. Die Rhizome erreichen zwar ein unbegrenzt hohes Alter, aber keine sonderlich ausgezeichnete Länge, da die alten Teile absterben und verfallen, während am „Vorderende“ — es liegt nahe, die dem Zoologen geläufigen Termini hier zu gebrauchen — immer neue Gewebemassen und Organe gebildet werden. Auch dadurch, daß die Länge des Rhizoms im großen und ganzen dieselbe bleibt, werden seiner wachsenden Spitze Änderungen der auf sie wirkenden „inneren“ Bedingungen fern gehalten[1]).

Nicht anders wie die Rhizome von *Paris* usw. würden sich auch die nach oben strebenden oberirdischen Sproßformen ins Unendliche vergrößern, und würden die Bäume buchstäblich „in den Himmel wachsen“, wenn während der Betätigung ihrer Vegetationspunkte alle auf sie wirkenden Bedingungen die gleichen blieben und gleichsam mit ihnen hinaufrückten und ihnen folgten. Für die Bäume bleibt eine solche Konstanz aller auf die Vegetationspunkte wirkenden Bedingungen eine Utopie; für andere Organismenformen ist sie vielleicht realisierbar. Vor allem wäre an die Torfmoose oder *Sphagnum*-Arten zu denken, die in dichten Polstern die Hochmoore bilden helfen und durch ständiges Spitzenwachstum sich verlängern. In gleichem Maße wie die Spitzen der Sprosse durch Wachstum sich vorwärts schieben, sterben ihre untersten Abschnitte ab. In dem dichten Polster, das die *Sphagnum*-Pflanzen bilden, bleiben die Bedingungen für die wachsenden Triebspitzen jahrzehnte- und jahrhundertelang die gleichen. Das Torfmoospolster, das heute ein Hochmoor wölbt, besteht vielleicht aus den

versucht, auch die Lamellenstruktur der Zellhaut (Baumwolle) auf „Tagesringe“ zurückzuführen (LAWRENCE-BALLS, W., Proc. Roy. Soc. 1919, **90**, Ser. B, 542—555).

[1]) Ähnliches wie für die Rhizome von *Paris* u. a. gilt — mutatis mutandis — auch für andere „Stauden“, für unsere *Orchis*-Arten u. v. a.

Sproßspitzen der Exemplare, die vor Jahrtausenden, als am Ende der Glazialzeit ein geeigneter Sphagnetumboden freigelegt wurde, ebendort sich ansiedelten[1]).

8. In den im Texte angeführten Fällen entscheiden die histologischen Qualitäten einer Zellenform über ihre Lebensdauer, und die Ausdehnung der letzteren gehört zu den Eigentümlichkeiten der auch morphologisch wohlgekennzeichneten Zellenarten.

Von großem Interesse und genauerer Erforschung bedürftig sind diejenigen Erscheinungen, bei welchen wir einzelne Zellenindividuen vorzeitig sterben, die ihnen benachbarten gleichartigen aber am Leben bleiben sehen. Ob auch hier immer von physiologischem Tod gesprochen werden darf, oder pathologische Erscheinungen vorliegen, wird oftmals schwer zu entscheiden sein. Schon wiederholt und für Pflanzenorgane verschiedener Art beschrieben ist das Obliterieren eines größeren oder geringeren Prozentsatzes der Schließzellen. ENGEL[2]) veröffentlichte Beobachtungen über das Sterben einzelner Mesophyllzellen in den Blättern von *Kalmia latifolia*, *Rhododendron hirsutum*, *Gaultheria* u. a. Die Zahl der toten Zellen nimmt mit dem Alter der Blätter bemerkenswerterweise zu. — Als Beispiel aus der Reihe der Thallophyten mögen die toten Zellen („Nekriden") der Blaualgen erwähnt werden[3]).

9. Mit dem im Text genannten Abwerfen von Geißeln ist eine der im Pflanzenreich mehrfach auftretenden Erscheinungen angeführt, bei welchen lebende Anteile eines Organismus abgestoßen werden und getrennt von diesem alsbald eines physiologischen Todes sterben (Autotomie). Dafür, daß Teile einer Zelle lebend

[1]) Das Alter der Hochmoore wird auf Grund historischer und prähistorischer Argumente berechnet, sowie nach botanisch-entwicklungsgeschichtlichen Befunden; vgl. WEBER, Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoores von Augstumal im Memeldelta, Berlin 1902 (Berechnung mit Hilfe des *Scirpus caespitosus*); MÜLLER, K., Unters. an badischen Hochmooren II (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. 1916, **14**, 392, 412; *Pinus montana*); LOESKE, L., Wachstum einer *Sphagnum*-Decke (Bryolog. Zeitschr. 1917, 86; *Sphagnum*).

[2]) ENGEL, G., Zur Kenntnis des Verhaltens der Stärke in den wintergrünen Blättern im Verlaufe des Jahres. Diss. Göttingen 1915. Vgl. auch KIRCHHOFF, Fr., Über das Verhalten von Stärke und Gerbstoff in den Nadeln unserer Koniferen im Laufe des Jahres. Diss. Göttingen 1913.

[3]) Vgl. z. B. BRAND, F., Morphologisch-physiologische Betrachtungen über Cyanophyceen (Beih. z. Bot. Zentralbl. 1903, **15**, 31, 50).

abgeworfen und geopfert werden, liefert (neben dem erwähnten Schicksal der Geißeln) die von KOFOID[1]) beobachtete Autotomie der *Ceratium*-Hörner ein Beispiel. Daß einzelne Zellen lebend sich vom Substrat lösen, um hiernach zugrunde zu gehen, kommt bei der spontanen Mazeration vor, welcher viele hyperhydrische Gewebe[2]) anheimfallen. Daß umfangreiche Organe — normal grüne Blätter und stärkeerfüllte Zweigstücke — abgestoßen werden, beobachten wir an vielen Bäumen.

10. Untersuchungen über das Alter der Mikroorganismen und ihre mit ihm sich ändernden Eigenschaften liegen erst in geringer Zahl vor. WENT[3]) zeigte, daß die enzymatischen Eigenschaften jugendlicher und älterer Individuen von *Aspergillus niger* verschieden sind (Diastaseproduktion). Die Untersuchungen über das Alter der kurzweg als „Kulturen" bezeichneten Organismenanhäufungen (das vom Zeitpunkt der letzten Aussaat oder Überimpfung an gerechnet wird) konstatieren das durch die Wirkung angehäufter Stoffwechselprodukte, durch Verarmung und chemische Veränderung der Nährböden sich erklärende Degenerieren („Involutionsformen" usw.) sowie die Bildung von Dauerformen (Sporen)[4]). Zu neuen Forschungen und Nachprüfungen regen Beobachtungen wie die von SCHULTZ und RITZ an, nach welchen Kolikulturen von 5—6 Stunden Alter bei Erhitzung auf 53° nach 25 Minuten zugrunde gehen, während 8—9 Stunden alte besser widerstehen[5]).

11. DOFLEIN[6]) nimmt auf die verminderte Kohlenstoffassimilation und die geringere Beweglichkeit der Spaltöffnungen Bezug, durch die sich erwachsene Pflanzenteile von jugendlichen unterscheiden, glaubt aber derartige Erscheinungen nicht als

---

[1]) KOFOID, Ch. A., Exuviation, autotomy and regeneration in *Ceratium* (Univ. of California Publications Zoology, 1908, **4**, 6—7).

[2]) KÜSTER, Pathol. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 1916, 33.

[3]) WENT, F. A. F. C., On the course of diastase by *Aspergillus niger* (Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 1918, **21**, 479).

[4]) KÜSTER, Kultur der Mikroorganismen. 3. Aufl. Leipzig 1921, 187.

[5]) SCHULTZ, J. H. u. RITZ, H. D., Die Thermoresistenz junger und alter Kolibazillen (Zbl. f. Bakt., Abt. I, Orig. 1910, **54**, S. 283). — Ich erinnere bei dieser Gelegenheit an das ungleiche Verhalten der von alten und jungen Stammkulturen sich ableitenden Tochterkulturen (LOCKEMANN, Beitr. z. Biol. d. Tuberkelbazillen, D. med. Wochenschr. 1918, Nr. 26 u. 36).

[6]) DOFLEIN, Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren. Jena 1919, 35.

Altersphänomene, sondern lediglich als Zeichen des Erwachsenseins ansprechen zu sollen. Altersphänomene vermag DOFLEIN allenfalls in denjenigen Äußerungen älterer Pflanzen zu sehen, welche den an alternden Tieren und Menschen beobachteten Funktionsveränderungen ähnlich sind: Herabsetzung der Reizbarkeit, Abnahme der Bildungsfähigkeit, der Regenerationstätigkeit u. ähnl. Mit DOFLEIN die Alterserscheinungen von denjenigen Funktionsvorgängen zu trennen, welche das erwachsene oder noch nicht alternde Organ vom jugendlichen, noch wachsenden unterscheiden, scheint mir nicht wünschenswert, ja nicht einmal möglich, da sich der Zeitpunkt, in welchem das Altern einsetzt, oder von welchem ab von Altern gesprochen werden kann, nicht festlegen läßt, falls wir ihn nicht — in scheinbarer Paradoxie — mit dem Zeitpunkt der Entstehung des Organs zusammenfallen lassen wollen.

Wenn wir hören, daß Kiefern, die ein Alter von 7—10 Jahren haben, der Schüttekrankheit *(Lophodermium pinastri)* besser widerstehen als in zarter Jugend, und zahlreiche andere Pflanzen in jugendlichen Entwicklungsphasen allerhand Infektionen und „Kinderkrankheiten“ mehr ausgesetzt sind als in späteren Jahren, so wird die Auffassung gerechtfertigt sein, daß irgendwelche Faktoren ein Erstarken der heranwachsenden Individuen bewirken. Auch die Periode, in welcher die Höhenwachstumswerte eines Baums von Jahr zu Jahr steigen, werden wir als die aufsteigende Phase seines Lebens gelten lassen. Eine Zeit des Kräftesammelns ist offenbar diejenige, welche bis zum Blühen der Bäume oder bis zu ihrer Pubertät verstreicht; die Haselnuß erreicht diese mit 10, die Linde mit 25, die Esche mit 30—40, die Fichte mit 30—50, die Tanne mit 60—70 Jahren; die Lärche blüht zwar schon mit 10 Jahren, aber erst mit 20 produziert sie auch keimfähige Samen. Die äußeren Bedingungen sind auf den Termin der Pubertät von großem Einfluß — ungünstige Standortsverhältnisse können jene um Jahrzehnte hinausschieben. Andererseits sehen wir an Stockausschlägen Blüte und Früchte schon sehr frühe erscheinen[1]). Ob eine Anhäufung von Kohlehydraten, Fetten, Eiweißstoffen bei diesem Erstarken die Hauptrolle spielt, oder ob neben jenen noch irgendwelche andere, vielleicht nur in relativ geringer Reichlichkeit im Pflanzenkörper sich anhäufende Stoffe maßgebend sind, ist unbekannt. Einen Ausdruck der steigenden Assimilationskraft

[1]) BÜSGEN, M., Bau und Leben unserer Waldbäume. 2. Aufl. Jena 1917, 297.

eines Baums werden wir in dem bis zum 50. oder 70. Jahre sich fortsetzenden Steigen seines spezifischen Holzgewichtes *(Pinus silvestris)*[1]) sehen.

In vielen anderen Fällen wird uns die geringe Einsicht in die Physiologie der Gewebe Zurückhaltung in ähnlichen Deutungen zur Pflicht machen. Wenn wir feststellen, daß die Markstrahlen im Alter höher werden, so liegt es zwar nahe, daran zu denken, daß alle möglichen schädigenden Einflüsse eine Vermehrung des Markstrahlgewebes herbeiführen können[2]); andererseits finden sich in den Ermittlungen der vergleichenden pathologischen Pflanzenanatomie schwerlich Anhaltspunkte dafür, um auch die von BENEDICT beschriebenen Blattstrukturen alternder Rebstöcke auf pathologische Ernährungswirkungen zurückzuführen[3]). BENEDICT scheint gleichwohl geneigt zu sein, die Verkleinerung des Nervaturfeldes als Symptom der Altersschwäche aufzufassen. BENEDICTs Parallelen[4]), — nach welchen z. B. „die Kurve, die die senile Abnahme der Aderinseln beim Weinstock zeigt", einen ganz ähnlichen Verlauf zeigt wie die Abnahme des Wachstums des Meerschweinchens! — sind wenig überzeugend, seine Messungen aber halte ich für sehr beachtenswert[5]).

Ohne alle Anhaltspunkte für die physiologische Bewertung bleiben wir gegenüber den Änderungen der Exzentrizität des Dickenwachstums, wie es an alternden Zweigen beobachtet wird[6]), und in vielen anderen Fällen. Ältere Individuen tropischer Bäume wachsen nach SIMON[7]) schubweise, jüngere kontinuierlich *(Ficus, Albizzia)*. Das elektronastische Reaktionsvermögen alter und junger Blätter *(Mimosa)* ist verschieden[8]). Die nämlichen Organe nahe verwandter Arten verhalten sich beim Altern ganz ungleich: die Nadeln von *Pinus montana* zeigen mit zunehmendem Alter

---

[1]) OMEIS, a. a. O., 1895.

[2]) KÜSTER, Pathol. Pflanzenanatomie. 2. Aufl. Jena 1916, 90.

[3]) Der Fall, daß unter anomalen Bedingungen die Nervaturfelder sich vergrößern, ist wiederholt beobachtet worden; vgl. KÜSTER, 1916, a. a. O., 25.

[4]) Zitiert nach MOLISCH, a. a. O., 256.

[5]) Die Zweifel, die NEGER äußert (Die Krankheiten unserer Waldbäume usw. Stuttgart 1919, 80), sollten von erneuter Nachprüfung nicht abhalten.

[6]) Vgl. BÜSGEN, a. a. O., 139 und die von ihm zitierte Literatur.

[7]) SIMON, Studien über die Periodizität d. Lebensprozesse usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1914, **54**, 71, 150).

[8]) STERN, K., Über polare elektronastische Erscheinungen I (Ber. d. D. Bot. Ges. 1921, **39**, 1).

immer mehr, die Nadeln von *Pseudotsuga Douglasii* immer weniger Stärke[1]) usw. usw.

12. Man beurteilt als die Lebensdauer des Blattes die von seiner Entfaltung bis zu seinem Tod verstreichende Frist. Die Entfaltung selbst einschließlich der Periode des Flächenwachstums umfaßt im allgemeinen nur wenige Wochen. Unberücksichtigt bleibt bei dieser Altersberechnung aber die Zeit, welche seit der Anlage des Blattes am Vegetationspunkt bis zu seiner Entfaltung verstrichen ist. Die Anlage der Blätter erfolgt so früh[2]), daß die Zeit, welche die Blätter in der Knospe als noch unentfaltete embryonale Organe ruhend verbringen, sehr viel länger währt, als die den entwickelten, photosynthetisch tätigen zubemessene. Außer den Laubbäumen u. v. a.[3]) liefern die Farnkräuter und Ophioglosseen lehrreiche Beispiele für die lange Dauer der embryonalen Phase eines Blattes. In ruhenden Samen, in „schlafenden" Augen kann diese embryonale Phase um Jahre und Jahrzehnte verlängert werden.

13. Die Entwicklung der Blüten ist schon wiederholt in ihrer Bedeutung für das Lebensalter der Pflanzen gewürdigt worden. MOLISCH berichtet in seiner „Kunst, das Leben der Pflanze zu verlängern"[4]) von *Agave americana*, der volkstümlich als „hundertjährige Aloë" bezeichneten Pflanze, die nur einmal einen Blütenstand produziert und hiernach eingeht; je später die Pflanze zum Blühen kommt, um so später schlägt auch ihre Todesstunde. In Mexiko wird die Pflanze schon nach 8—10 Jahren mannbar, in den Gewächshäusern nordeuropäischer Gärten erreicht sie dasselbe Ziel erst nach 30—50 Jahren, vielleicht noch später, so daß der Pflanze unter den kargen Ernährungsverhältnissen, die ihr das lichtarme nördliche Klima zu bieten vermag, das Vielfache der Lebensdauer beschieden ist, welche sie in der Lichtfülle ihrer tropischen Heimat

[1]) KIRCHHOFF, FR., Über das Verhalten von Stärke und Gerbstoff in den Nadeln unserer Koniferen im Laufe des Jahres. Diss. Göttingen 1913.

[2]) BUSSER, W., Beitr. z. Kenntn. d. Morphol. u. Jahresperiode der Weißtanne (Flora 1893, 77, 113); ALBERT, P., Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Knospen einiger Laubhölzer (Forstl. naturwiss. Zeitschr. 1894, 1, 345); LACKUM, Beitr. z. Kenntnis der Jahresperiode unserer Holzgewächse, Dissert. Göttingen 1914.

[3]) Vgl. auch DUTAILLY, G., Une fleur qui débute trois ans avant son épanouissement (Bull. mens. Soc. Linnéenne 1892, Nr. 126, 1001; vgl. Bot. Zbl. 1893, 54, 83); betrifft *Paris quadrifolia*.

[4]) MOLISCH, H., Populäre biologische Vorträge. Jena 1920, 246, 255.

erreicht. Die lebenverlängernde Wirkung ungünstiger, retardierend wirkender Existenzbedingungen ist auch aus dem Tierreich bekannt: der Maikäfer wird in Süddeutschland drei Jahre, in Mitteldeutschland vier, in Ostpreußen fünf Jahre alt.

Die allbekannte *Reseda odorata* entwickelt sich als einjährige Pflanze; unterdrückt man aber die Blütenbildung an den Pflanzen, so kann man ihre Lebensdauer verlängern und sie zu zwei- bis dreijährigen bäumchenartigen Gewächsen sich entwickeln sehen.

Die Bedeutung, die in diesen und vielen anderen Fällen[1]) die Blüten- und Fruchtentwicklung für die Lebensdauer eines Gewächses hat, ist morphologisch und physiologisch begründet: von morphologischen Zusammenhängen dürfen wir dann sprechen, wenn es sich um unverzweigte, verzweigungsunfähige Pflanzen wie die Agaven handelt, die mit dem Blütenstand ihren Vegetationspunkt verlieren; in anderen Fällen sind komplizierte Stoffwechselprozesse für die Beeinflussung der Lebensdauer durch das Blühen verantwortlich zu machen. Man hat auf die gewaltige Stoffausgabe hingewiesen, welche mit dem Blühen und Früchtereifen für die Pflanze sich verbindet, und in einer unerträglich hohen Verausgabung die Todesursache zu finden gemeint[2]). Gegen solche Deutung spricht außer anderem die Erfahrung, daß von den Pflanzen sehr große Stoffverluste ertragen werden, ohne daß sie zugrunde gehen oder dahinsiechen; selbst die Zerstörung des Hauptanteils ganzer Sproßsysteme, selbst die großen Stoffverluste, welche eine Masseninfektion der Buchen durch *Mikiola fagi* oder der Eichen durch viele Hymenopteren bedeutet, bringen die Pflanzen nicht um ihr Leben. Dazu kommt, daß mir gerade in denjenigen Fällen, für welche die lebenbedrohende Wirkung der Blüten- und Fruchtentwicklung dargetan worden ist, die Stoffausgabe der Pflanze nicht sonderlich groß zu sein scheint — ich denke an die sehr kleinen Früchte und Samen der *Lobelia erinus*, über deren Lebensverlängerung durch Blütenresektion MOLISCH Mitteilungen gemacht hat.

Bei einer Diskussion der Theorie, welche die durch Blüten- und Fruchtbildung veranlaßte Stoffverarmung den Tod der Pflanze

[1]) Vgl. MOLISCH, a. a. O.

[2]) Literatur bei FR. WEBER, Der natürliche Tod der Pflanzen (Naturwiss. Wochenschr. 1919, Bd. 18, Nr. 32, S. 449, 455). Auch DOFLEIN (a. a. O. 13) nimmt an, „daß die Nährsubstanzen des Körpers von den sich entwickelnden Geschlechtsprodukten an sich gerissen werden".

herbeiführen läßt, wäre weiterhin an die alte Erfahrung der Gärtner zu erinnern, nach welcher Liliazeen gerade dann zur Bildung reifer Samen und Früchte kommen, wenn man die Infloreszenzen nach der Anthese von der Mutterpflanze trennt. Ähnliche Wirkungen lassen sich gewiß auch bei anderen Pflanzen von einer Störung der zwischen Blütenregion und vegetativen Anteilen einer Pflanze waltenden Korrelationen erwarten; *Ranunculus ficaria*, das Scharbockskraut, das im allgemeinen steril bleibt[1]), konnte ich bei Kultur abgeschnittener Blüten in Freiland und Warmhaus zu reichlichem Fruchtansatz und spontaner Fruchtaussaat kommen sehen[2]). Schließlich wäre zu prüfen, ob nicht die Blüten vieler Pflanzen in ihren eigenen Organen Stoffe genug enthalten, um die Samen zur Reife zu bringen; selbst die substanzarmen Blüten von *Stellaria media* entwickeln noch normal gebildete Samen, wenn man sie abtrennt und als Stecklinge der weiteren Entwicklung überläßt.

Die Vermutung wäre diskutabel, daß die Wirkung der Blüten und Früchte von besonderen Stoffwechselprodukten ausgeht, welche jene liefern. FITTINGs Versuche[3]) über die in Blüten sich abspielenden chemischen Wirkungen besonderer Art ermutigen zu experimenteller Prüfung der soeben angedeuteten Möglichkeiten.

Auch über spezifische Stoffwechselprodukte der Wurzeln und der oberirdischen Organe läßt sich vorläufig nicht mit Tatsächlichem berichten, sondern nur in Vermutungen sprechen. Vielleicht läßt sich auf dem Wege der Pfropfung die Frage fördern. Der Einfluß geeigneter Pfropfkombinationen auf die Lebensdauer von Unterlage und Reis ist von mehreren Beispielen her bekannt. *Pistacia vera* wird 150 Jahre alt, auf *Pistacia Terebinthus* veredelt noch 50 Jahre älter. *Mespilus* wächst auf *Crataegus* und *Cydonia* dauerhafter, *Cydonia japonica* auf *C. vulgaris* und *Pirus communis* besser als auf eigener Unterlage u. ähnl. m.[4]). LINDEMUTH pfropfte auf die einjährige *Modiola caroliniana*, eine Malvazee, das peren-

---

[1]) Vgl. KINDLER, TH., Gametophyt und Fruchtansatz bei *Ficaria ranunculoides* (Österr. botan. Zeitschr. 1914, **64**, 73).

[2]) Mein Material stammt aus dem Botanischen Garten zu Gießen, in dem das Scharbockskraut zu reichlicher Bulbillenbildung, aber nicht zur Entwicklung reifer Früchtchen kommt.

[3]) FITTING, H., Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände (Ztschr. f. wiss. Bot. 1909, **1**, 1); Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1911, **49**, 187).

[4]) Vgl. OLBRICH, Vermehrung und Schnitt der Ziergehölze. 2. Aufl., 1910.

nierende *Abutilon Thompsoni*: die Unterlage erreichte in diesen Versuchen das Alter von fast 3½ Jahren[1]).

Weitere Versuche würden zu zeigen haben, ob bei Verwendung zweier Arten, die man bald als Unterlage, bald als Reis in der Pfropfsymbiose wirken läßt, Unterschiede erkennbar werden, wenn dieser oder jener der beiden Symbionten das Wurzelsystem bezw. die Laubkrone zu liefern hat. Süß- und Sauerkirsche *(P. avium* und *P. cerasus)* wachsen gut auf *Pr. mahaleb*; Pfirsich und Aprikose lassen sich auf Pflaume gut pfropfen — die umgekehrten Kombinationen sind nicht lebensfähig. *Pirus malus*, den Apfel, kann man auf *P. communis*, der Birne, zuweilen erfolgreich pfropfen; die umgekehrte Verwendung der beiden Arten als Unterlage und Reis ist noch nicht gelungen.

Auch für die Erklärung dieser Reihe von Befunden wäre gar mancher Gesichtspunkt zu prüfen; eine der sich bietenden Erklärungsmöglichkeiten dürfen wir in der oben vertretenen Theorie sehen.

14. Entsprechende Beispiele über langwährende Ruhestadien vieler Tiere sind in der zoologischen Literatur schon oft zusammengestellt worden[2]): ich erinnere an die Trockenstarre des *Macrobiotus Hufelandi*, an die in ihrer Kapsel bis dreißig Jahre ruhenden Trichinen usw. Es scheint, daß das Protoplasma pflanzlicher Herkunft noch längere Zeiträume in einer vita minima zu verbringen befähigt ist, als das tierische.

15. Man hat die Verlängerung der Lebensdauer, welche die vita minima mit sich bringt, darauf zurückgeführt, daß in ruhenden d. h. nicht funktionierenden Zellen ihre Abnutzung eine sehr geringe, der Tod der Zellen infolgedessen hinausgeschoben wird. Die „Abnutzungstheorie“ nimmt an, daß „die Funktion selbst die Lebensfähigkeit der Organismen vernichtet“[3]).

Ich vermeide es absichtlich, von einer Abnutzung der Zellen zu sprechen. Das Wort legt die Vorstellung zu nahe, daß in der lebenden Zelle ein Mechanismus wirke, der durch das Leben lang-

[1]) LINDEMUTH, H., Das Verhalten durch Kopulation verbundener Arten (Ber. d. d. Bot. Ges. 1901, 19, 526).

[2]) WEISMANN, Über die Dauer des Lebens, Jena 1882; KORSCHELT, Lebensdauer, Altern und Tod, Jena 1917, 113.

[3]) SCHLEIP, W., Lebenslauf, Alter und Tod des Individuums (Kultur d. Gegenwart. Allgemeine Biologie. Leipzig-Berlin 1915, 188, 195).

sam verbraucht werde — oder daß jeder Zelle ein bestimmtes Kapital von Lebens- und Funktionsfähigkeit auf den Weg gegeben und ihre Lebensdauer um so länger werde, je haushälterischer sie mit jenem umgeht.

Eine Flamme bereitet dadurch, daß sie brennt, noch nicht ihr Erlöschen vor, und daß die Funktion selbst das Leben der Zelle untergrabe und schließlich vernichte, ist eine Vorstellung, die gerade dem Botaniker nicht einleuchtend genug sein kann. Manche wichtige Zellenformen des Pflanzenkörpers üben ihre spezifische Funktion erst dann aus, wenn sie tot sind — z. B. die Gefäße. Auch dann aber, wenn wir unter Funktion einer Zelle nur Äußerungen verstehen wollen, welche der lebenden Zelle eigentümlich sind, werden wir uns von den lebenbedrohenden Wirkungen des Funktionierens nicht überzeugen können. Daß Steinzellen oder Kollenchymfasern, welche mechanisch nicht in Anspruch genommen werden, daß Palisaden, welche nicht zum Assimilieren kommen, daß Holzparenchymanteile, welchen die Möglichkeit zum Stoffspeichern genommen wird, älter werden als entsprechende lebhaft funktionierende und dadurch sich „abnutzende“ Zellen, ist unwahrscheinlich, für manche Fälle als unzutreffend leicht zu erkennen.

In diesem Zusammenhang sei der untergeordneten Rolle gedacht, welche die „funktionelle Anpassung“ im Leben der Pflanzengewebe spielt[1]).

16. Gesetzt den Fall, daß ein einzelliger Organismus sich teilt und die Teilungsprodukte wiederholt sich abermals teilen und zwar — gleiche Lebensbedingungen für alle Individuen vorausgesetzt — in der Weise, daß die Teilung aller taktmäßig oder „synchron“ erfolgt — sind alsdann alle Individuen, die nach vier oder fünf oder noch mehr Teilungsschritten vorliegen, als gleichaltrig in jedem Sinne zu bezeichnen?

Der bekannte Vermehrungsmodus der Diatomeen läßt bei jeder Teilung Tochterindividuen entstehen, die von zwei ungleich alten Schalenhälften umhüllt werden. Ihr Altersunterschied wird bei der Hälfte einer noch so großen Abkömmlingschar, die sich von einer Zelle herleitet, stets der Dauer eines Teilungsschrittes entsprechen, während er bei der anderen Hälfte innerhalb umso weiterer Grenzen schwankt, je älter die Einzellkultur und je um-

[1]) KÜSTER, a. a. O., 1916, 418.

fangreicher die entstandene Population ist; diejenigen Individuen, welche von dem Aussaatindividuum Hypotheca und Epitheca geerbt haben, haben naturgemäß den größten Altersunterschied ihrer beiden Schalenanteile aufzuweisen. Die Individuen einer Einzellpopulation sind hiernach nicht nur hinsichtlich ihrer Länge[1]), sondern auch hinsichtlich des Alters ihrer Teile verschieden[2]).

Allerdings handelt es sich hierbei zunächst nur um tote Anteile der Zelle. Läßt sich ähnliches auch für die lebenden Bestandteile der Einzelligen nachweisen? An Stelle des Nachweises, der sich nicht leicht erbringen lassen wird, mögen einige theoretische Erwägungen treten.

Wenn ein mit begeißelten Polen ausgestattetes Bakterienstäbchen sich teilt, so müssen die beiden Tochterzellen an zwei (einander zugewandten) Polen je ein Geißelbüschel neubilden: sie tragen also zwei Geißelbüschel ungleichen Alters an ihren Polen. Für eine vielzellige Nachkommenschaft einer Aussaatzelle gilt hinsichtlich des Alters und des Altersunterschiedes der Geißelbüschel dasselbe wie für die Frustelhälften der Diatomeen. Ganz ähnliche Betrachtungen wird man für die Bakterien auch dann anstellen dürfen, wenn man mit A. FISCHER[3]) nur einpolig begeißelte Formen annehmen will.

In alten Kulturen werden sich demnach Individuen vermuten lassen, die wenigstens an einem ihrer Pole sehr alte Organe, eben die Geißelbüschel, tragen. Oder erreichen diese Organe nur ein beschränktes Alter? werden sie abgeworfen? durch neue ersetzt? Es ist bisher nichts davon bekannt, daß Bakterien spontan ihre Geißeln abwerfen, noch weniger davon, daß sie abgeworfene Geißeln regenerieren können[4]). Aber selbst wenn künftige Untersuchungen unser bisheriges Wissen hierin ergänzen oder berichtigen sollten, und Regeneration spontan abgeworfener alternder Geißeln erwiesen werden könnte, so bliebe die Frage bestehen, ob nicht auch das intramembranöse Plasma der Bakterienzellen, zumal das an den Polen liegende Hautschichtplasma, bei verschiedenen Individuen einer Einzellkultur verschieden alt sein könnte.

---

[1]) RICHTER, OSW., Die Biologie der *Nitzschia putrida Benecke* (Deutsche Akad. Wiss. Wien 1909, **84**); dort weitere Literaturangaben.

[2]) Bemerkungen über die Seneszenz von Zellenhälften bei *Ceratium* bei KOFOID, 1908, a. a. O.

[3]) FISCHER, A., Unters. üb. Bakt. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, **27**, 1).

[4]) MEYER, A., Die Zelle der Bakterien. Jena 1912, 133.

Durch Desinfektionsversuche ist der Nachweis erbracht worden, daß die in einer Kolonie enthaltenen Bakterienzellen sich keineswegs vollständig gleich verhalten. Sind die Unterschiede durch äußere Bedingungen und deren gesetzmäßige oder zufällige Verteilung bedingt (Lage der Individuen am Rand, an der Oberfläche oder im Innern der Kolonie[1]), auf erschöpftem oder noch nährkräftigem Substrat usw.) — oder sind sie unter Umständen auch auf Faktoren zurückzuführen, welche in der Entwicklungsgeschichte einer Bakterienpopulation begründet liegen, wie die soeben erläuterten? Eine experimentelle Prüfung der Frage wird schwierig sein, aber nicht mehr unausführbar bleiben, seitdem SCHOUTEN eine Methode eingeführt hat, welche gestattet, Bakterienindividuen unter dem Mikroskop planmäßig voneinander zu isolieren und getrennt zu behandeln und zu züchten[2]).

Geben wir unserer eingangs gestellten Frage eine weitere Fassung und prüfen wir, ob die aus einer Zelle sich herleitenden Abkömmlinge — abgesehen von dem Alter ihrer Teile — auch dann, wenn die obengenannten Voraussetzungen erfüllt sind, als völlig gleich und gleichwertig zu bezeichnen sind! Selbst für so einfache Verhältnisse, wie sie etwa bei stäbchenförmigen Spaltpilzen verwirklicht sind, muß die Frage verneint werden. Selbst dann, wenn das Wachstum, das der Teilung einer Bakterienzelle vorausgeht, in allen ihren Teilen noch so gleichmäßig vor sich geht, bleiben Unterschiede unvermeidlich. Die beiden Zellen der Teilungsgeneration F_1 sind einander völlig gleich, oder wären es, falls die Mutterzelle an beiden Polen völlig gleich veranlagt gewesen wäre. Dürfen wir annehmen, daß diese Voraussetzung zutreffend ist? Entstehen nicht bei jeder Teilung Tochterzellen, die an einem Pol eine soeben als Querwand intrazellular gebildete Membran haben, an dem anderen Pol ein Membranstück besitzen, das früher in gleicher Weise entstanden ist und inzwischen (durch Flächenwachstum) mancherlei Veränderungen erfahren haben mag. Gesetzt den Fall, daß eine an beiden Polen völlig gleich veranlagte Mutterzelle — vielleicht eine durch Sporenkeimung soeben entstandene — sich wiederholt teilt, so werden nur mit F_1 zwei völlig gleichartig veranlagte, von F_2 ab aber ungleich veranlagte Indivi-

---

[1]) Vgl. SCHUBERT, Über Koloniebildung der Bakterien (Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I, Orig., 1920, **84**, 1).

[2]) SCHOUTEN, S. L., Reinkulturen aus einer unter dem Mikroskop isolierten Zelle (Ztschr. f. wiss. Mikr. 1905, **22**, 10).

duen in unserer Einzellkultur vorliegen. Ob diese Unterschiede auf Leben und Entwicklung der Bakterien nennenswerten Einfluß haben, ob sie z. B. imstande sind, das verschiedenartige Verhalten der Bakterienzellen gegenüber irgendwelchen Desinfektionsmitteln zu erklären, ob weiterhin die hier als ungleich veranlagt bezeichneten Zellen auch hinsichtlich ihrer eigenen und ihrer Nachkommenschaft Vitalität ungleich sich verhalten, und ob wirklich die Nachkommen aller Individuen so „potentiell unsterblich“ sind und bleiben, wie es nach WEISMANNs Lehre zu erwarten gewesen wäre, sind Fragen, welche nach SCHOUTENs[1]) Methode geprüft zu werden verdienen.

Für die Hefe, einen Organismus, dessen Teilungs- und Vermehrungsmodus von dem der Bakterien freilich abweicht, hat SCHOUTEN in jüngster Zeit den Nachweis geführt, daß die Vitalität der in einer Einzellkultur entstandenen Zellen tatsächlich ungleich ist. Seine Ergebnisse lassen die Inangriffnahme der soeben angedeuteten Fragen sehr wünschenswert erscheinen.

17. Ruhende Vegetationspunkte liegen in den Samen und können jahrzehntelang ausharren, ohne daß ihre Zellen sich teilen. Von den im Samen herrschenden Stoffwechselverhältnissen war schon früher die Rede.

Ruhende Vegetationspunkte finden wir ferner in den schlafenden Augen: ihre Zellen ruhen viele Jahre und Jahrzehnte hindurch, bis irgendein Zwischenfall die im Organismus herrschenden korrelativen Beziehungen seiner Teile ändert und die bis dahin die schlafenden Augen zur Untätigkeit nötigenden Hemmungen aufhebt. Freilich ist die Untätigkeit der Meristemzellen in den schlafenden Augen keine so vollkommene wie in den Samen; wenigstens ist für die schlafenden Knospen mancher Pflanzen bekannt, daß sie während ihres „Schlafes“ doch einer bescheidenen Zellenteilungs-, ja sogar Organbildungstätigkeit fähig bleiben[2]). Zusammenfassende Untersuchungen über das Alter, welches schlafende Augen in maximo erreichen, und über die Um-

---

[1]) SCHOUTEN, S. L., Seniele aftakeling van gistcellen (XVI. Nederl. Natuur- en Geneeskundig Congres 1917, s'Gravenhage).

[2]) BERTHOLD, Unters. z. Physiologie der pflanzlichen Organisation, 2, 1. Hälfte, 216. Leipzig 1904. — Über die (in einem milden Winter angestellten) Untersuchungen über Wachstum und Organbildung im Inneren von Winterknospen berichtete KÜSTER, Üb. d. Wachstum d. Knospen während d. Winters (Beitr. z. wiss. Bot. 1898, 2, 401).

stände, die ihrem Leben ein Ende bereiten, wenn die Katastrophe, welche die Korrelationen im Organismus zu ihren Gunsten ändert (s. o.), ausbleibt, fehlen leider noch. In erster Linie werden wir wohl den Tod der schlafenden Knospen in toxischen Stoffwechselwirkungen zu suchen haben[1]); darauf, daß auch histogenetische Prozesse ihrem Leben ein Ende machen können, haben namentlich die den „Kugeltrieben" der Buche gewidmeten Untersuchungen aufmerksam gemacht: viele schlafende Knospen gehen offenbar dann zugrunde, wenn das fortgesetzte Dickenwachstum der Stämme den Zusammenhang ihres Holzzylinders mit dem Xylem der Knospen zerstört[2]).

Einen frühen Tod tätiger Vegetationspunkte beobachten wir in besonders lehrreichen Beispielen bei Bäumen mit sympodial verzweigten Sproßsystemen. Die Linde läßt, wie bekannt, schon im Frühsommer ihre Triebspitzen zugrunde gehen; die Verlängerung des Triebes wird im nächsten Jahr von der obersten Seitenknospe übernommen. Die Länge und Stattlichkeit der Äste, die die Krone einer Linde aufbauen, darf uns also nicht darüber täuschen, daß im allgemeinen jeder Vegetationspunkt an ihr nur ein Jahr lang tätig bleibt und in dem seiner Betätigung folgenden Jahr eine der an ihm entstandenen Achselknospen seine Tätigkeit fortsetzt. Daß korrelative Wirkungen das Schicksal der Triebspitze beeinflussen, ist klar: durch Entfernen der obersten Blätter kann man den Tod des Vegetationspunktes hinausschieben[3]). Vielleicht gelingt es sogar, durch geeignete Eingriffe den Sproßscheitel in die neue Vegetationsperiode hinüberzuretten und das Sympodium durch ein monopodial verzweigtes Sproßstück ersetzt zu sehen. Es würde sich nach mehrjähriger Fortsetzung des Versuchs zeigen, ob das Plasma des terminalen Vegetationspunktes dauernd lebensfähig ist und bleibt — oder ob sein fortgesetztes Wachstum auch dann, wenn alle korrelativen Hemmungen beseitigt sind, vielleicht doch qualitative Veränderungen in dem Vegetationspunkt hervorruft, die schließlich zum Altern und zu völligem Versagen führen; alsdann würde erkennbar werden, ob das spontane Absterben der Lindentriebspitzen ausschließlich durch Korrelationen bedingt ist,

---

[1]) Über den Tod der Vegetationspunkte durch Aushungern vgl. BERTHOLD, a. a. O., 246.

[2]) Vgl. z. B. BÜSGEN, Bau und Leben unserer Waldbäume. 2. Aufl., 1917, 24; MOGK, 1914, a. a. O., 622.

[3]) BERTHOLD, a. a. O., 206.

oder ob neben diesen auch eine starke Belastung der Vegetationspunkte durch selbsterzeugte giftige Stoffwechselprodukte mitspricht. Es wäre zu prüfen, ob nicht vielleicht auch die Vegetationspunkte mancher anderer Pflanzen unter der Belastung durch Stoffwechselprodukte zu leiden haben und unter ihr zugrunde gehen können. Es wäre z. B. zu fragen, ob eine durch selbstgeschaffene Stoffe veranlaßte Wachstumssistierung der Vegetationspunkte überall da vorliegen dürfte, wo wir einen Sproß mit einer Blüte enden sehen. —

Zur Erörterung der Möglichkeit, daß auch das Plasma der Vegetationspunkte unter Umständen und in besonderen Fällen von Stoffwechselprodukten zu Alter und Tod gebracht werden kann, führte uns die Betrachtung der sympodial verzweigten Holzgewächse. Sollte die Annahme einer stofflichen Belastung des Vegetationspunktplasmas zu Recht bestehen, so könnte in den erwähnten Fällen eine solche sich nur auf die terminalen schon längere Zeit tätigen Vegetationspunkte beziehen.

Gleichmäßige stoffliche Belastung aller Vegetationspunkte müßte zu einer Degeneration des ganzen Individuums und zu seinem Tode führen. Beträfe sie z. B. die Pyramidenpappel (s. o. S. 12), so wäre die Möglichkeit erfolgreicher Stecklingsvermehrung für diese genommen. Daß diese Möglichkeit für manche Gewächse in der Tat schwinde, ist für gewisse Rassen mancher Kulturpflanzen seit KNIGHT wiederholt angenommen und behauptet worden. Was die Praktiker an Apfel- und Birnvarietäten gesehen zu haben meinten, ist von den Vertretern der wissenschaftlichen Botanik zumeist auf unzuverlässige Beobachtung und übereilte Deutungen zurückgeführt worden. Neuerdings hat aber MOLISCH[1]) die Möglichkeit ventiliert, daß vielleicht nicht nur die Blätter, das Holzgewebe usw. das Alter eines Baumes verrieten (s. o. S. 9), sondern auch die Vegetationspunkte selbst „bleibende Veränderungen" erführen. —

Den hier angeregten Fragen nahe steht die weitere, ob die in hohem Alter erzeugte Nachkommenschaft eines Baumes die Wirkungen des Alters ihres Erzeugers vielleicht in geringer Qualität verrät. Die bisher vorliegenden Untersuchungen[2]) haben

[1]) MOLISCH, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 3. Aufl., Jena 1920, 255.

[2]) HOLL, Einfluß des Baumalters auf die Samen der Fichte (Zentralbl. ges. Forstw. 1887), REUSS, Fichtenreinzuchtversuche (ibid. 1916) — sitiert nach NEGER, (Die Krankheiten unserer Waldbäume, Stuttgart 1919, 80), der Fortsetzung der Versuche mit den Samen „tausendjähriger" Linden empfiehlt.



keine Anhaltspunkte zur positiven Beantwortung der Frage geliefert, bis neuerdings die ausgezeichneten Arbeiten SPERLICHS[1]), Untersuchungen an *Alectorolophus hirsutus*, ihn zur Erkenntnis des Zusammenhangs führten, der zwischen der Vitalität eines Individuums und dem Zeitpunkt seiner Anlage besteht: „je später ein Individuum entstanden ist, um so schwächer ist seine Deszendenz, um so früher müssen die ihm entstammenden Linien zugrunde gehen. Je fruchtbarer ein Individuum ist, um so eher wird dieser Zusammenhang bemerkbar". In diesem Zusammenhang darf nochmals an SCHOUTENS Beobachtungen an Einzellern erinnert werden, die ebenfalls zeigten, daß die Qualität eines Deszendenten um so ungünstiger wird, je später er von dem Mutterindividuum produziert wird (s. o.). — SPERLICHS Beobachtungen einerseits, MORGANS Lehre vom „letal factor" andererseits[2]) bedeuten vielleicht Stützpunkte, von welchen aus neue Wege zur Erforschung der Probleme des Alterns und des Todes der Pflanzen und Pflanzenzellen sich vor uns aufzutun im Begriff sind.

18. Differenzierung ist nicht ein Vorgang, der nur an vielzelligem Gewebe als Substrat sich abspielen kann, sondern der auch an jeder anderen aus mehreren oder zahlreichen Komponenten sich aufbauenden Masse möglich ist. Daß an einer Zelle bereits weitgehende Differenzierungen erreichbar sind, lehren vor allem die der Protozoen. Wir werden annehmen dürfen, daß alle „Organe" der Zelle ihren eigenen wohlcharakterisierten Stoffwechsel haben, und daß hinsichtlich der Belastung mit Stoffwechselprodukten zwischen den einzelnen Teilen einer hochorganisierten Zelle dieselben Beziehungen bestehen, und daß unter ihnen ein ähnlicher, „Kampf der Teile" sich abspielt wie etwa zwischen den Zellen eines Organs oder den Organen eines umfangreichen Organismus.

Daß einzelne Teile einer Zelle infolge des Stoffwechselbetriebs anderer Teile oder des Zellenganzen absterben, ist wiederholt festzustellen gewesen; ich erinnere an den Untergang des Restkörpers der Gregarinen, an die spontane Degeneration des Makronucleus bei den Ziliaten, an den Kerntod, der bei Diatomeen eintritt usf.

---

[1]) SPERLICH, A., Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergehender Faktor (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Abt. I, 128, Heft 5—6, 379).

[2]) Literatur z. B. bei LEHMANN, Ztschr. f. Bot. 1921, 13, 231.

Im kleinen und im Rahmen der Zelle erfolgt hier eine Differenzierung in Anteile, welche „unsterblich“ sind, und andere, welche früher oder später — je nach den Außenbedingungen (JOLLOS[1])) — eines physiologischen Todes sterben.

Inhaltsübersicht

[1]) JOLLOS, Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen (Biolog. Zentralbl. 1916, **36**, 497). — Zur Beurteilung des Rhythmus, den JOLLOS beobachtet und beschrieben hat, vgl. auch DOFLEIN, Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren, Jena 1919, 58. Dem Satze: „dem Rhythmus der Parthenogenese entspricht ein Rhythmus der Außenbedingungen“, kann ich nicht beipflichten. Über autonome Rhythmen, zu welchen auch die von JOLLOS studierten Vorgänge zu zählen sein dürften, und ihre Beeinflußbarkeit durch Außenweltsbedingungen vgl. KÜSTER, Über den Rhythmus im Leben der Pflanzen (Zeitschr. f. allg. Phys. 1916, Sammelref., **17**, 15, 39) und KÜSTER, Über rhythmisches Dickenwachstum (Flora 1918, **111**, 621, 639).

Zusätze

Abhandlungen zur theoretischen Biologie

herausgegeben von

Prof. Dr. Julius Schaxel

Vorstand der Anstalt für experimentelle Biologie der Universität Jena

Heft II

Reiz, Bedingung und Ursache in der Biologie

von

Dr. med. Paul Jensen

o. ö. Professor der Physiologie an der Universität Göttingen

Mit 2 Abbildungen im Text

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1921

Druck von R. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin

Vorwort

Seit etwa zwei Jahrzehnten befasse ich mich mit dem Problem der gegenseitigen Beziehungen von „Reiz“, „Bedingung“ und „Ursache“ und ihrem Verhältnis zur naturwissenschaftlichen und überhaupt zur wissenschaftlichen Erkenntnis. Hierbei bin ich zunächst von der Untersuchung des Reizbegriffes ausgegangen, zugleich mit der praktischen Absicht, zur Gewinnung einer möglichst zweckmäßigen und allgemein annehmbaren Definition von „Reiz“ beizutragen. Und das sollte ursprünglich auch der wesentliche Inhalt der vorliegenden Schrift werden, was auch in ihrer Anlage noch zum Ausdruck kommt. Doch zeigte sich bald, daß dieser Zweck der Abhandlung ohne ein ausführliches Eingehen auf „Bedingung“, „Ursache“ und mehrere anderen hierher gehörigen Begriffe und Anschauungen nicht zu erreichen war. Dementsprechend wurde auch der Titel der Schrift nach den drei im Mittelpunkt der Untersuchung stehenden Begriffen gewählt.

Göttingen, im April 1921

P. Jensen

Inhalt

I. Einleitung

Viele Biologen, insbesondere Physiologen, haben gewiß schon lange die Unsicherheit und die Inkonsequenz in der Anwendung des Wortes „Reiz" und den Mangel einer allgemein anerkannten, zweckmäßigen Definition des Reizbegriffes bei verschiedenen Gelegenheiten peinlich empfunden. Solche unangenehmen Situationen treten vor allem bei Abfassung lehrbuchmäßiger allgemein biologischer und allgemein physiologischer Schriften auf und in allen einschlägigen Vorlesungen und Vorträgen. Selbst tatsächliche Angaben können durch die Anwendung eines unklaren Reizbegriffes verdunkelt und durch eine derartige mißverständliche Darstellung sachliche Differenzen vorgetäuscht werden, wie wir bei späterer Gelegenheit sehen werden[1]).

Der Mangel eines allgemein anerkannten, zweckmäßigen Reizbegriffes kommt auch besonders deutlich zum Ausdruck in der Tatsache, daß in vielen Lehrbüchern und Handbüchern der Physiologie und Biologie überhaupt keine den Leser genügend orientierende Definition von „Reiz" gegeben wird, obgleich wenige Begriffe eine solche Rolle spielen, wie der des Reizes. Das ist für den nicht Eingeweihten entschieden sehr nachteilig, ebenso wie der Umstand, daß da, wo der Begriff des Reizes behandelt wird, die dargebotenen Definitionen zum Teil sehr verschieden und, wie mir scheint, alle unzweckmäßig sind, indem sie teils zu unbestimmt, teils zu eng und teils zu weit sind und so im Gebrauch zu den mannigfachsten Schwierigkeiten führen. Einige Beispiele mögen das erläutern.

II. Einige der bisher gebrauchten Reizbegriffe

In JOHANNES MÜLLERS bekanntem Handbuch der Physiologie[2]) ist von zwei Kategorien von „Reizen" die Rede: einerseits den „Lebensreizen", die notwendig sind, um den lebendigen Stoff-

---

[1]) S. unten S. 59, Anm. 2.

[2]) JOHANNES MÜLLER, Handbuch der Physiologie des Menschen, Coblenz 1834, Bd. I, S. 30f. u. 52f.

wechsel im Gang und im Gleichgewicht zu erhalten, wofür auch die Bezeichnung „allgemeine Lebensbedingungen“ gebraucht wird; andererseits unterscheidet MÜLLER solche „Reize“, die das Gleichgewicht stören, eine „Reaktion“ oder „Kraftäußerung“ herbeiführen. In den Rahmen alles dessen, was heute Reiz genannt wird, paßt nur der zweite der genannten Begriffe.

Einen diesem letzteren ähnlichen Reizbegriff finden wir bei PREYER[1]); er definiert „Reiz“ als das, „was eine Funktion hervorruft oder eine vorhandene Funktion ändert oder hemmt“. Unter „Funktion“ ist z. B. die bei „Reizung“ einer Drüse stattfindende Absonderung verstanden, ferner aber der durch Reizung des Atemzentrums bedingte Gaswechsel der Lunge; wozu bemerkt sein möge, daß dieser PREYERsche Funktionsbegriff nicht ganz klar umgrenzt ist.

VERWORN versteht unter Reiz jede „Veränderung in den äußeren Lebensbedingungen“[2]). Hierin ist aber der Begriff der „Lebensbedingungen“ nicht eindeutig; denn als „die Lebensbedingungen“ bezeichnet VERWORN einerseits die Gesamtheit der Größen (im mathematischen Sinne), von denen das Leben abhängt, andererseits aber auch die Bedingungen, die für einen Organismus erfüllt sein müssen, wenn sein Leben bestehen soll[3]).

Nach ROSENTHAL ist „Reiz“ dasjenige, „was Bewegung hervorruft oder ihren Ablauf wesentlich verändert“[4]).

Die Definition TIGERSTEDTs lautet: Reiz ist ein „Agens, dessen Einwirkung den Stoffwechsel und Energiewechsel in der einen oder anderen Richtung verändert“[5]).

Einen Reizbegriff, der dem von VERWORN und von TIGERSTEDT ähnlich ist, verwendet LUCIANI in seinem Lehrbuch der Physiologie[6]).

In PÜTTERs „Vergleichender Physiologie“ heißt es: „Jede Veränderung einer Lebensbedingung mit der Zeit kann ein ‚Reiz‘

---

[1]) W. PREYER, Elemente der allgemeinen Physiologie, Leipzig 1883, S. 177.

[2]) M. VERWORN, Erregung und Lähmung, eine allgemeine Physiologie der Reizwirkungen, Jena 1914, S. 32.

[3]) M. VERWORN, Artikel „Lebensbedingungen“ im Handwörterbuch d. Naturwiss., Bd. VI, Jena 1912, S. 88f. Siehe hierüber auch unten S. 14ff.

[4]) J. ROSENTHAL, Lehrbuch der allgemeinen Physiologie, S. 489f., Leipzig 1901.

[5]) R. TIGERSTEDT, Lehrbuch der Physiologie des Menschen, 9. Aufl., Bd. I, S. 72, Leipzig 1919.

[6]) L. LUCIANI, Physiologie des Menschen, aus dem Italienischen übersetzt von S. BAGLIONI und H. WINTERSTEIN, Bd. I, S. 38ff., Jena 1905.

sein"[1]). „Lebensbedingungen" sind „Bedingungen, unter denen Leben bestehen kann"; aber auch „die Bedingungen, die realisiert sein müssen, damit Leben bestehen kann"[2]). Später, in seinen Studien zur Theorie der Reizvorgänge, nimmt PÜTTER eine Revision seiner Definition vor. Er schreibt: „Eine Änderung einer äußeren Bedingung, die die Geschwindigkeit eines oder mehrerer Stoffwechselvorgänge verändert, nennen wir einen Reiz". Der Reizbegriff wird hier dann noch dahin eingeengt, daß nur umkehrbare Reaktionen als „Reizwirkungen" angesprochen werden[3]). Auch der Begriff der Lebensbedingungen wird jetzt schärfer gefaßt.

Endlich sei erwähnt, daß vielen geschätzten Lehrbüchern der Physiologie und Biologie eine Reizdefinition fehlt, während in anderen nur eine kurze Bemerkung hierüber gemacht wird.

Eine Vergleichung der angeführten recht verschiedenen Definitionen von „Reiz" läßt diese in zwei Gruppen ordnen, von denen die eine die Reizbegriffe von JOH. MÜLLER, PREYER und ROSENTHAL, die andere diejenigen von VERWORN, TIGERSTEDT, LUCIANI und PÜTTER umfaßt.

Am meisten gebraucht, auch von den Autoren, die selber keine genauere Definition geben, ist wohl die der ersteren Gruppe. Ein derartiger Reizbegriff ist aber nicht ohne weiteres zweckmäßig.

Vor der Begründung dieses Urteils sei hier eine prinzipielle Bemerkung darüber eingeschaltet, wann ein solcher Begriff wie der des Reizes, der Bedingung usw. zweckmäßig genannt werden könne: Nämlich dann, wenn er in möglichst vollkommener Weise dazu dient, die Tatsachen eines Gebietes zu bezeichnen, zu ordnen und zu anschaulicher und übersichtlicher Darstellung zu bringen, damit man sich über sie verständigen kann. Das ist ja der Zweck aller begrifflichen und sprachlichen Unterscheidung und Klassifizierung.

Was nun den zuvor besprochenen Reizbegriff anbetrifft, so umfaßt er zwar vieles von dem, was man im biologischen Sprachgebrauch als Reiz zu bezeichnen pflegt, aber er ist doch zugleich für vieles andere, was ebenfalls als Reiz gilt, zu eng. Einige

---

[1]) A. PÜTTER, Vergleichende Physiologie, Jena 1911, S. 497.

[2]) A. PÜTTER, a. a. O., S. 882. „Kann" und „müssen" ist von mir durch Sperrdruck hervorgehoben.

[3]) A. PÜTTER, Studien zur Theorie der Reizvorgänge, I, PFLÜGERs Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 171, 1918, S. 208.

Erscheinungen, die gewöhnlich als Reizwirkungen angesprochen werden, obgleich sie nicht in den Rahmen der genannten Definition passen, seien angeführt. Hier sind zu nennen:

a) Die dauernden, neben den „Erregungen“ im üblichen Sinne vorhandenen „trophischen Einflüsse“, die auch von „ruhenden“ Teilen des Nervensystems aufeinander und auf Muskeln, Haut, Sinnesorgane und Eingeweide ausgeübt[1]) und häufig auch als „trophische Reize“ bezeichnet werden. Bei diesen trophischen Wirkungen handelt es sich aber nicht um Hervorrufung einer „Funktion“, einer Bewegung usw., sondern nur um die Erhaltung oder Ausbildung der Funktionstüchtigkeit, nicht um eine Störung des Stoffwechselgleichgewichts, sondern gerade um die normale Erhaltung desselben. Man kann diese Erscheinungen also nicht als Reizwirkungen im Sinne der genannten Definition auffassen. Es sind eben „Bedingungen“ für die normale Ausbildung und Erhaltung der betreffenden lebendigen Systeme.

b) Analoges gilt für die Zug- und Druckwirkungen, denen knöcherne Teile des Tierkörpers und die „mechanischen“ Gewebe des Pflanzenkörpers unter den dort herrschenden statischen Verhältnissen dauernd ausgesetzt sind und von denen ihre normale Ausbildung und Erhaltung abhängt[2]); was man auch als Wirkungen „funktioneller Reize“ bezeichnet.

c) Die Taxien und Tropismen. Zwar können Schwerkraft, Licht usw. unter Umständen eine Bewegung oder allgemeiner eine „Funktion“ hervorrufen oder ändern; aber sobald im Falle einer Taxis oder eines Tropismus die Einstellung des lebendigen Systems in die entsprechende Richtung erfolgt ist, tritt keine Änderung oder Störung mehr ein.

d) Die „Wachstums-“ und „Entwicklungs-Reize“, für die im allgemeinen das unter a) und b) Gesagte gilt. „Funktionelle“ und sonstige „formative Reize“ könnten auch hierher gerechnet werden.

e) Eine Menge verschiedener Änderungen lebendiger Systeme, die bei Änderungen der äußeren Bedingungen auftreten können, ohne daß eine „Funktion“, was stets eine „Erregung“ im üblichen

---

[1]) S. hierüber P. JENSEN, Das Problem der trophischen Nerven. Medizin.-naturwiss. Archiv, Bd. II, 1910, S. 459.

[2]) Einiges Nähere hierüber bei O. HERTWIG, Allgemeine Biologie, 3. Aufl., Jena 1909, S. 533 ff.

Sinne voraussetzt, vorzuliegen braucht, wie: Änderungen der Reizbarkeit, der Leistungsfähigkeit, der Geschwindigkeit und Intensität der Reizleitung, Entstehung und Änderungen von Demarkationsströmen (Salzruheströme) und sonstige, etwa auch durch Hormone und Enzyme bewirkte Änderungen des Stoff- und Energieumsatzes. Hierbei handelt es sich um Erscheinungen, die sich bei geringen oder sehr langsamen Änderungen der verschiedenen Bedingungen, von denen ein lebendiges System abhängt, einstellen können; es sind Erscheinungen, die Übergänge zu „Funktionsäußerungen", d. h. Übergänge von „Ruhe" zu „Erregung" oder von Gleichgewicht zu merklicher Gleichgewichtsstörung darstellen[1]).

Die unter a)—e) angeführten Erscheinungen lehren, daß der zuletzt besprochene Reizbegriff nur dann brauchbar würde, wenn die Schwierigkeiten überwunden würden, die ihm diese Erscheinungen bereiten.

Der zweite obengenannte (S. 3) Typus von Reizbegriffen verdankt seine Entstehung dem sehr schätzenswerten nachdrücklichen Bestreben Verworns, den Unbestimmtheiten und Inkonsequenzen im Bereiche des Reizbegriffes durch Aufstellung einer streng formulierten, eindeutigen Reizdefinition ein Ende zu bereiten. Aber auch dieser Reizbegriff begegnet sehr erheblichen Schwierigkeiten, zumal wenn wir von der Einengung desselben, die Pütter[2]) kürzlich vorgenommen hat, zunächst absehen. Die Hauptbedenken seien genannt.

a) Wenn man sagt, daß jede Veränderung der äußeren Lebensbedingungen ein „Reiz" sei, so gilt dies damit doch auch für beliebig kleine Veränderungen. Da aber die meisten Bedingungen in fortwährend irgendwie sich ändernden Größen bestehen, so ist der gedachte Reizbegriff gegen den allgemeineren Begriff der „Bedingung" gar nicht abgegrenzt und wird beinahe so umfassend wie dieser. Danach würden fast alle Lebenserscheinungen zu „Reizwirkungen", so daß mit dieser letzteren Bezeichnung kaum mehr etwas Besonderes ausgesagt würde. Wir müssen aber zweckmäßigerweise verlangen, daß durch die Namen „Reiz" und „Reizwirkung" aus dem großen Komplex der Lebenserscheinungen und ihrer Bedingungen etwas Besonderes herausgehoben werde.

---

[1]) Näheres s. später S. 40, Anm. 2 und S. 41.

[2]) S. oben S. 3.

b) Eine weitere Schwierigkeit des genannten Reizbegriffes liegt darin, daß es eine Menge von Änderungen innerhalb der äußeren Bedingungen lebendiger Systeme gibt, die bei den meisten lebendigen Systemen gar keine Reizwirkungen zur Folge haben. Diejenigen Faktoren oder „Veränderungen der äußeren Bedingungen“, die wir als „spezifische Reize“[1]) zu bezeichnen pflegen, rufen bei vielen lebendigen Systemen keine merklichen Wirkungen hervor, sind für sie also keine „Reize“. Das gilt ferner ganz allgemein für solche Änderungen der äußeren Bedingungen, die die „Reizschwelle“ nicht überschreiten, sei es, daß ihr gesamter Energiebetrag zu gering ist, sei es, daß ihr Betrag pro Zeiteinheit oder pro Flächeneinheit des reizbaren Objekts zu klein ist. Diese Schwierigkeiten werden dadurch nicht aufgehoben, daß in einzelnen Fällen solche Änderungen, auch wenn sie keine „Erregungen“ im üblichen Sinne zur Folge haben, doch merkliche Änderungen der Reizbarkeit, der Fähigkeit der Erregungsleitung usw. hervorrufen können.

c) Endlich ist noch darauf hinzuweisen, daß in dem gedachten Reizbegriff eine Gruppe von äußeren Einwirkungen auf lebendige Systeme keinen Platz findet, die gleichwohl von den Vertretern dieses Reizbegriffes meistens zu den Reizen gezählt wird, nämlich gewisse „konstante“ oder relativ konstante Bedingungen, wie die Schwerkraft, eine konstante Beleuchtung, eine als „Kontaktreiz“ wirkende Fläche u. dgl.; Bedingungen, wie sie besonders zu den verschiedenen Taxien und Tropismen führen, die ja ganz allgemein als „Reizbewegungen“ bezeichnet werden. Man kann diesen Widerspruch in einzelnen Fällen wohl auf Grund der Relativitätsbetrachtung lösen, indem man sagt, daß die genannten „konstanten“ Bedingungen durch die Bewegungen der lebendigen Systeme sich relativ zu diesen ändern. Doch ist diese Wendung keineswegs immer möglich.

Wir sehen also, daß auch der zweite Typ von Reizbegriffen durchaus nicht ohne weiteres zweckmäßig ist. Und durch die oben (S. 3) erwähnte engere Fassung PÜTTERS wird nur ein Teil der Schwierigkeiten behoben, während dafür wieder einige andere eingeführt werden.

Wenn wir nach den Gründen suchen, die eine zweckmäßige Formulierung des Reizbegriffes so schwer machen, so treffen wir

---

[1]) Über diesen Begriff siehe unten S. 64.

unter anderem immer wieder auf die unzureichende Klarlegung des Begriffes der Bedingungen und das ungeklärte Verhältnis dieses Begriffes zu dem des Reizes. Hier muß daher zunächst eingesetzt werden.

III. Vorbemerkungen über die verschiedenen Bedingungsbegriffe in den Naturwissenschaften und ihr Verhältnis zum Reizbegriff

Es wird jetzt von den Physiologen allgemein und von den meisten Biologen anerkannt, daß man das „lebendige System"[1]) bei seiner Erforschung im wesentlichen ebenso behandeln kann und soll, wie der Physiker und Chemiker und vor allem der physikalische Chemiker ein „materielles System", in dem chemische Prozesse verlaufen oder in dem ein „chemisches System" resp. chemische Systeme enthalten sind. Wenn wir ein solches System kurz ein „physikalisch-chemisches System" nennen, so ist also das lebendige System als ein kompliziertes physikalisch-chemisches System anzusprechen.

Bei der wissenschaftlichen Erklärung von Erscheinungen physikalisch-chemischer Systeme verfährt der physikalische Chemiker bekanntlich so, daß er einerseits die „reagierenden Bestandteile" des Systems feststellt und andererseits die „Bedingungen", unter denen die Reaktionen verlaufen. Mit den reagierenden Bestandteilen und diesen Bedingungen, nämlich den „Systembedingungen", sind alle diejenigen Größen gegeben, durch welche die Erscheinungen eines physikalisch-chemischen Systems eindeutig bestimmt werden, also zu erklären und zu erkennen sind[2]). Und in derselben Weise verfährt man also zweckmäßigerweise auch beim Erklären und Erkennen der Erscheinungen lebendiger Systeme.

Wo bleibt dann aber die ganze große Gruppe der „Reize"? Wir werden sehen, daß diese zu den „Bedingungen" gehören,

---

[1]) Meine ursprüngliche Prägung dieses Begriffes (siehe P. JENSEN, Einige allgemein-physiologische Begriffe, Ztschr. f. allgem. Physiol., Bd. 1, S. 264, 1902. Ferner P. JENSEN, Artikel „Leben" im Handwörterbuch d. Naturwiss., Bd. 6, S. 65, Jena 1912) möchte ich jetzt folgendermaßen ergänzen: Ein lebendiges System ist jeder ganze lebende einzellige und vielzellige Organismus sowie auch jedes Bruchstück eines Organismus, sei es eine Zellgruppe, eine einzelne Zelle oder ein Stück einer Zelle, solange sie die ihnen eigentümlichen Lebenserscheinungen darbieten.

[2]) Siehe hierüber P. JENSEN, Erleben und Erkennen. Jena 1919, S. 18 ff.

eine bestimmte Gruppe von Bedingungen darstellen, daß also der Reizbegriff dem Bedingungsbegriff zu subordinieren ist.

Nun findet man aber, daß der Begriff der Bedingung durchaus kein einheitlicher ist, weder in den exakten Naturwissenschaften noch in der Biologie. Schon in den ersteren allein gibt es mindestens drei recht verschiedene Bedingungsbegriffe: erstens den mit dem Begriff des Freiheitsgrades eng verbundenen, ziemlich speziellen Bedingungsbegriff der Mechanik, zweitens den in Physik, Chemie und physikalischer Chemie viel gebrauchten allgemeineren Begriff der Systembedingungen und drittens einen ganz allgemeinen Bedingungsbegriff, wonach jede mathematisch formulierbare physikalische und chemische Größe, von der andere Größen im Sinne mathematischer Funktionen abhängen, auch als „Bedingung" für das Verhalten dieser anderen Größen bezeichnet werden kann. In der Biologie kommen dann zu den eben genannten drei Bedingungsbegriffen noch die verschiedenen spezielleren Begriffe der „Lebensbedingungen", „Erhaltungsbedingungen", „Existenzbedingungen", „Ruhebedingungen", „Erregungsbedingungen" usw. hinzu.

Diese verschiedenen Bedingungsbegriffe der exakten Naturwissenschaften und der Biologie wollen wir etwas näher betrachten.

IV. Der Begriff der Bedingung in der Mechanik

In der Mechanik rechnet man bekanntlich neben den Massen, Kräften, Energien, Geschwindigkeiten usw. noch mit „Bedingungen", die gewisse Beschränkungen für die Bewegungsmöglichkeiten von Massen darstellen. Hat ein materielles System nur eine beschränkte Anzahl von „Freiheitsgraden", so geben die gewöhnlich in „Bedingungsgleichungen" ausgedrückten „Bedingungen" an, welche Bewegungen dem System bei seiner beschränkten Bewegungsfreiheit noch gestattet sind, wie beispielsweise nur die Bewegung auf einer geraden Linie, auf einer Kugelfläche usw.[1]). Diesem mechanischen Bedingungsbegriff ähnlich ist der Begriff der „Maschinenbedingungen", den ich aber erst nachher in einem anderen Zusammenhang besprechen will[2]).

---

[1]) Siehe hierüber CL. SCHAEFER, Einführung in die theoretische Physik, Bd. I, S. 97 ff. und 157 ff., Leipzig 1914.

[2]) Siehe S. 10 ff.

Man kann fragen, ob die Bezeichnung „Bedingung“ für diesen mechanischen Begriff zweckmäßig gewählt sei? Das darf bejaht werden, da sie in eindeutiger Weise eine ganz bestimmte, charakteristische Gruppe der an den mechanischen Vorgängen beteiligten Größen heraushebt und zusammenfaßt. Selbstverständlich soll mit dieser Bezeichnung nicht gesagt werden, daß es sich um etwas wesentlich anderes handelt als bei den anderen in der Mechanik vorkommenden Größen. Und das wird auch tatsächlich so aufgefaßt, wie aus dem Umstande hervorgeht, daß man diese Bedingungen statt durch Bedingungsgleichungen auch durch entsprechende „Zusatzkräfte“ ausdrücken kann[1]). Damit ist also gesagt: Diese „Bedingungen“ (oder „Zusatzkräfte“) sind nur ein Teil der Gesamtheit der an einem mechanischen Vorgang (oder Zustand) maßgebend beteiligten, in funktionaler Abhängigkeit voneinander stehenden Größen, durch die der ganze Vorgang (oder Zustand) eindeutig bestimmt ist[2]).

V. Der Begriff der Bedingungen in der physikalischen Chemie

Umfassender als der Bedingungsbegriff der Mechanik ist der für „physikalisch-chemische Systeme“[3]) in Betracht kommende, zu denen auch das „lebendige System“ zu rechnen ist, soweit es sich um seine physischen Lebenserscheinungen handelt. Ein solches System ist, wie wir vorhin sahen, charakterisiert einerseits durch seine „reagierenden Stoffe“ mit ihren Reaktionsmöglichkeiten, Löslichkeitsverhältnissen, Energieinhalten usw., andererseits durch einige Gruppen von „Bedingungen“.

Betrachten wir diese Bedingungen etwas näher. Hier ist zu unterscheiden zwischen denjenigen „freier“ oder „abgeschlossener“ Systeme und denen „unfreier, nicht abgeschlossener“. Die ersteren sind solche, in die während der in ihnen stattfindenden Prozesse nichts von Stoffen und Energie der Umgebung eintritt und von denen nichts nach außen abgegeben wird. Es sind Systeme, die der Einwirkung der in ihrer Umgebung befindlichen Stoffe, der dortigen Temperatur, des dortigen mechanischen Druckes usw. entzogen, also stofflich, thermisch usw. isoliert sind; wenigstens

[1]) CL. SCHAEFER, a. a. O., S. 98.
[2]) Siehe oben S. 7 mit Anm. 2.
[3]) Siehe oben S. 7.

in praktischer Hinsicht, während streng genommen kein System, außer etwa einem endlichen Universum, völlig abgeschlossen oder frei ist. Die meisten Systeme sind auch praktisch nicht abgeschlossen, und zwar vor allem in dynamisch-energetischer Hinsicht, indem häufig ein Austausch von Wärme oder mechanischer, elektromagnetischer usw. Energie stattfindet. Zu solchem energetischen Austausch kann dann noch ein stofflicher hinzukommen, wie es z. B. der Fall ist, wenn ein Körper unter Zufuhr von Wärme und Sauerstoff an der Luft verbrennt und an diese seine Verbrennungsgase abgibt. Ein derartig stofflich und energetisch nicht abgeschlossenes, und zwar in vielen Punkten nicht abgeschlossenes, System ist das lebendige System.

Bei einem nicht abgeschlossenen System lassen sich nun verschiedenartige Bedingungen unterscheiden. Und die Gesamtheit dieser Bedingungen kann man in die zwei großen Gruppen der äußeren und der inneren Bedingungen einteilen.

Zur Charakterisierung der äußeren Bedingungen physikalisch-chemischer Systeme mögen die bisherigen Andeutungen zunächst genügen; sie werden bei der späteren Behandlung des lebendigen Systems ausführlich ergänzt werden. Die inneren Bedingungen physikalisch-chemischer Systeme, die man auch „Systembedingungen i. w. S." nennen kann, teilt man zweckmäßigerweise in zwei Gruppen ein, nämlich in „Systembedingungen i. e. S." und in „Maschinenbedingungen".

Die „Systembedingungen i. e. S." oder schlechthin „Systembedingungen"[1]) werden, wie man kurz zu sagen pflegt, dargestellt durch Druck, Temperatur und thermodynamisches Potential. Und zwar ist hier unter „Druck" der hydrostatische oder mechanische Druck verstanden, der innerhalb des Systems herrscht, oder auch allgemeiner ausgedrückt: die Druckverhältnisse, falls nämlich die Maschinenbedingungen des Systems lokal verschiedene Drucke zulassen[2]); die Temperatur ist ebenfalls die innerhalb des Systems vorhandene und kann unter Umständen auch lokal verschieden sein; das thermodynamische Potential einer „Komponente" im Sinne der GIBBSschen Phasenlehre oder einer

[1]) Ich werde im folgenden statt von „Systembedingungen i. w. S." stets von inneren Bedingungen sprechen und statt „Systembedingungen i. e. S." stets „Systembedingungen" schlechthin sagen.

[2]) Das finden wir sehr häufig auch in lebendigen Systemen; s. S. 19.

Molekülgattung[1]) ist eine in Kürze nur mathematisch definierbare Größe, die man durch die Formel RTlnc — A ausdrücken kann, worin R die sog. Gaskonstante[2]) ist, T die absolute Temperatur, ln der natürliche Logarithmus, c die Konzentration der betreffenden Komponente oder Molekülgattung und A gleich dem Ausdruck $RT \ln c_0$ ist.

Es ist darauf hinzuweisen, daß statt des thermodynamischen Potentials auch alle andere Größen, die implicite in ihm enthalten sind[3]) und es eindeutig bestimmen, als Systembedingungen genannt werden könnten, wie z. B. Entropie, osmotischer Druck resp. Gasdruck, Volum usw.

Die „Maschinenbedingungen" ferner sind solche Faktoren, vermöge deren die bei den chemischen Reaktionen eines Systems auftretenden Energiedifferenzen in bestimmter Weise zu verschiedenen Leistungen des Systems oder auch mit ihm verkoppelter weiterer Systeme verwertet werden. In einer „osmotischen Zelle" oder einem „Osmometer"[4]) z. B. sind die semipermeable Membran, das ganze Gefäß mit Zubehör, wie Steigrohr usw. und endlich auch die räumliche Trennung der verschieden konzentrierten Lösungen zu den Maschinenbedingungen zu rechnen; die „reagierenden Stoffe" des Systems sind hier die verschieden konzentrierten Lösungen. Eine Dampfmaschine ferner ist nach Abzug von Heizmaterial, Wasser und Verbrennungsprodukten ein großer Komplex von Maschinenbedingungen, durch deren Einwirkung die weitere Verwendung der im Heizraum bei der Verbrennung umgesetzten Energie in eine ganz bestimmte Richtung geleitet wird. Außerordentlich vermehrt werden diese Maschinenbedingungen noch, wenn man etwa die Dampfmaschine mit einer Dynamomaschine nebst angeschlossener Lichtleitung usw. verkoppelt.

Selbstverständlich gilt für alle Bedingungen eines physikalisch-chemischen Systems dasselbe, was oben (S. 9) bezüglich der Be-

---

[1]) Näheres bei W. NERNST, Theoretische Chemie, 7. Aufl., Stuttgart 1913, S. 637 ff.

[2]) Siehe NERNST, a. a. O., S. 43.

[3]) Es ist einleuchtend, daß man auf Grund dieser Tatsache das thermodynamische Potential auch durch andere Ausdrücke als den obigen darstellen kann, wie bei W. A. ROTH (Artikel „Thermochemie" im Handwörterbuch der Naturwiss., Bd. 9, S. 1102, Jena 1913) zu ersehen ist.

[4]) Näheres bei NERNST, a. a. O., S. 127 ff. oder bei R. HÖBER, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, 4. Aufl., Leipzig und Berlin 1914, S. 7 ff.

dingungen in der Mechanik und ihrer Repräsentierung durch „Zusatzkräfte“ gesagt wurde. So ist auch kein prinzipieller Unterschied zwischen reagierenden Stoffen (oder Bestandteilen) und Bedingungen, und auch nicht zwischen äußeren und inneren Bedingungen oder zwischen Systembedingungen und Maschinenbedingungen. Dies alles sind gleicherweise „Größen“, die funktional voneinander abhängen, also sich gegenseitig bedingen, und damit alle Erscheinungen des Systems bedingen und, wenn vollständig gegeben, eindeutig bestimmen[1]). Die Unterscheidung von reagierenden Stoffen und von verschiedenen Gruppen von Bedingungen entspringt nur dem Zweck der begrifflichen Klärung und sprachlichen Darstellung[2]).

VI. Der allgemeinste Begriff der Bedingung in der Physik, Chemie und Biologie. Gleichzeitig und ungleichzeitig vorhandene Bedingungen

Von diesem allgemeinsten Bedingungsbegriff, der mehr oder minder ausgesprochen allem naturwissenschaftlichen, überhaupt allem wahrhaft wissenschaftlichen Denken zugrunde liegt, war in den bisherigen Darlegungen schon an verschiedenen Stellen gelegentlich die Rede. Es dürfte aber zur Klärung der Verhältnisse beitragen, wenn das für dieses Problem Wesentliche noch einmal hervorgehoben und zusammengefaßt wird.

Bekanntlich kann man jede mathematisch-physikalische Größe (auch „Faktor“ oder ähnlich genannt), von der eine oder mehrere andere Größen abhängen, d. h. von der sie sich in „funktionaler, gesetzmäßiger Abhängigkeit“ befinden oder zu der sie in „funktionaler, gesetzmäßiger Beziehung“ stehen, eine „Bedingung“ für das Verhalten dieser anderen Größen nennen. Mit anderen Worten: Alle an dem Verhalten eines Systems, an dem Zustandekommen gewisser Erscheinungen, Änderungen usw. desselben beteiligten Größen stellen auf Grund ihrer funktionalen Beziehungen ganz allgemein die „Bedingungen“ für das Verhalten des Systems dar; und die Gesamtheit der Größen und Abhängigkeiten, durch die irgendeine Größe des ganzen Komplexes

[1]) Siehe oben S. 7, S. 12 f. und 28 ff.

[2]) Siehe oben S. 3.

eindeutig bestimmt wird, macht damit die Bedingungen für das Verhalten dieser Größe aus[1]).

Um alle eine Erscheinung eindeutig bestimmenden Bedingungen (in dem genannten Sinne) oder Größen aufzufinden, ist es außerordentlich wichtig, zu beachten, daß sehr häufig einzelne der maßgebend beteiligten Größen oder Bedingungen der Vergangenheit angehören und zur Zeit der Untersuchung eines Systems nicht mehr vorhanden sind. Das heißt also: Man muß Erscheinungen unterscheiden, die durch gleichzeitig existierende, und solche, die durch zeitlich auseinander liegende oder ungleichzeitig existierende maßgebend beteiligte Größen oder Bedingungen eindeutig bestimmt werden[2]). Das erstere trifft z. B. zu bei einem auf einer Glasplatte liegenden Wassertropfen, dessen Form durch die augenblicklich obwaltenden Bedingungen eindeutig gegeben ist. Anders verhält es sich mit der Form eines abgerundeten Kieselsteines, der durch die Fortbewegung in einem Flußbett abgeschliffen wurde und nur bei genauer Kenntnis aller bei seiner Entstehungs- und Entwicklungsgeschichte beteiligten Größen zu erklären ist. Es ist einleuchtend, daß die in der Vergangenheit an den Schicksalen eines Systems beteiligten Größen oder Bedingungen nur dann bei der Erklärung seiner Erscheinungen berücksichtigt werden müssen, wenn sie irgendwelche bleibende Wirkungen hinterlassen haben. Das ist das Wesentliche aller auf das Entwicklungsprinzip sich gründenden Erklärungen in Natur und Geistesleben. Vor allem auch bei der Entwicklung des menschlichen Gehirns spielt alles, was das Individuum während seines Lebens an „Erfahrungen" einsammelt, eine maßgebende Rolle. Daher sind die Gehirnprozesse und das geistige Verhalten eines Menschen im einzelnen nur aus seiner Geschichte zu verstehen und zu erklären. Und auf dieselbe Weise erhält das Problem der Formbildung im Organismenreich seinen eigentümlichen Charakter, der ganz unnötigerweise häufig zu metaphysischen und vitalistischen Verirrungen verleitet hat.

Es bleibe aber nicht unerwähnt, daß auch ein und dasselbe System sowohl solche Erscheinungen zeigen kann, die von gleichzeitig vorhandenen, als auch solche, die von ungleichzeitig vor-

---

[1]) Eine kurzgefaßte Darstellung dieser Fragen nebst Literatur bei P. JENSEN, Erleben und Erkennen, Jena 1919, S. 18 ff.

[2]) Auf diese wichtige Tatsache habe ich schon früher aufmerksam gemacht; s. „Erleben und Erkennen", S. 21.

handenen Bedingungen abhängen. Während ersteres, wie oben bemerkt wurde, für die Form des auf einer Glasplatte liegenden Wassertropfens gilt, trifft letzteres z. B. für seine Größe zu.

Kehren wir nach dieser kurzen Einschaltung wieder zu dem zuvor charakterisierten allgemeinsten Bedingungsbegriff zurück. Da ist zunächst zu sagen, daß wir diesen bereits so lange haben, als es eine exakte Naturwissenschaft gibt. Gleichwohl wird das Wort Bedingung gewöhnlich nicht in diesem allgemeinsten Sinne gebraucht, sondern vielmehr zu verschiedenen spezielleren Zwecken, wie sich aus den früher angeführten Bedingungsbegriffen der Mechanik und physikalischen Chemie schon ergibt. Für diese Zwecke und für weiter hinzukommende in der Biologie ist die Bezeichnung Bedingung sehr brauchbar, weshalb man gut daran tut, sie im gewöhnlichen naturwissenschaftlichen und biologischen Sprachgebrauch möglichst für diese spezielleren Zwecke zu reservieren; zumal da wir für das, was der allgemeinste Begriff ausdrücken soll, die geläufigen, prägnanten und anschaulichen Bezeichnungen: Größen, funktionale, gesetzmäßige Abhängigkeiten und Beziehungen besitzen, die allen Anforderungen genügen[1]). Es scheint mir auch tatsächlich nicht vorteilhaft für die Darstellung zu sein, wenn man die Bezeichnungen „Größen" und „Funktionsbeziehungen" durch „Bedingungen" ersetzt, zumal wenn daneben ohne besondere Unterscheidung von dem allgemeinsten Bedingungsbegriff noch speziellere Bedingungsbegriffe verwendet werden[2]). Der gelegentliche Gebrauch dieses allgemeinsten Bedingungsbegriffes soll damit selbstverständlich nicht verwehrt werden.

VII. Zweckmäßige Definition von „Bedingung" in der Biologie

Da wir das lebendige System zu den physikalisch-chemischen Systemen[3]) rechnen, so haben wir für die Biologie damit auch die entsprechenden Bedingungsbegriffe zu übernehmen.

Ehe wir uns zur näheren Betrachtung der Bedingungen wenden, muß auf eine häufig nicht vermiedene begriffliche Un-

---

[1]) Das gilt auch für das ganze Gebiet des Psychischen; siehe hierüber P. JENSEN, Erleben und Erkennen, Jena 1919, S. 24ff.

[2]) Siehe bei M. VERWORN, Kausale und konditionale Weltanschauung, Jena 1912; ferner: Erregung und Lähmung, Jena 1914, S. 20 bis 30. Siehe auch oben S. 2f.

[3]) Siehe oben S. 7f. und 9ff.

klarheit hingewiesen werden, die früher (S. 2f.) schon angedeutet wurde und nachher nochmals zu behandeln sein wird[1]): Man muß begrifflich scharf unterscheiden erstens die Bedingungen, unter denen sich ein lebendiges System in Wirklichkeit befindet und von denen seine Lebenserscheinungen daher abhängen, und zweitens die Bedingungen, die erfüllt sein müssen, wenn sein Leben bestehen, sich erhalten soll. Wie wir oben sahen[2]), ist diese begriffliche Unterscheidung nicht immer durchgeführt worden. Tatsächlich aber kann von den Bedingungen, unter denen lebendige Systeme zu leben pflegen, sehr vieles geändert werden, ohne daß die Systeme zugrunde gehen; mit anderen Worten: die wirklich vorhandene Gesamtheit der Bedingungen eines Systems enthält in den gedachten Fällen wohl stets mehr als nur das notwendige Minimum von Bedingungen, das realisiert sein muß, wenn das Leben bestehen soll. Die bezeichneten beiden Begriffe sind also keineswegs identisch. Eine weitere Erörterung dieser Frage sei auf später[3]) verschoben, während hier zunächst ganz allgemein von den Bedingungen die Rede sein soll, unter denen wir die lebendigen Systeme in Wirklichkeit vorfinden und von denen wir sie als abhängig erkennen.

Bei allen lebendigen Systemen haben wir äußere und innere Bedingungen zu unterscheiden, die wir nacheinander behandeln wollen[4]). Es wird zuerst ein Überblick über die verschiedenen Gruppen von Bedingungen gegeben werden, der zur Klärung der Sachlage, insbesondere auch für die spätere Abgrenzung des Reizbegriffes, notwendig ist; danach soll dann die Art der Abhängigkeit der lebendigen Systeme von ihren Bedingungen oder mit anderen Worten die ökologische Bedeutung[5]) der verschiedenen Bedingungen im wesentlichen charakterisiert werden.

---

[1]) Siehe unten S. 21 ff.

[2]) Siehe oben S. 2 ff. die Reizdefinitionen von VERWORN und PÜTTER.

[3]) Siehe unten S. 21.

[4]) Hierbei folge ich im wesentlichen früheren Darstellungen von mir: P. JENSEN, Organische Zweckmäßigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie, Jena 1907, S. 192 ff. und 200 ff.; ferner Artikel „Leben" im Handwörterbuch d. Naturwiss., Bd. 6, S. 69 ff., Jena 1912.

[5]) Hiermit ist gemeint die Bedeutung für den Lebenshaushalt (Ökologie) und die Erhaltung des Systems, wofür noch öfters in sehr unzweckmäßiger Weise die Bezeichnung „Biologie" und „biologisch" gebraucht wird. Doch sollte unter Biologie stets nur ganz allgemein die Wissenschaft und Lehre von den Organismen verstanden werden.

Die äußeren Bedingungen sind außerordentlich mannigfaltig. Um sie übersichtlich zu ordnen, benutzt man als Einteilungsprinzip am besten ihre Konstanz resp. Veränderlichkeit nach Ort und Größe. So lassen sich drei Gruppen[1]) bilden, die freilich, wie das ja fast immer bei solchen Klassifikationen von Naturerscheinungen ist, zum Teil ineinander übergehen.

1. Die „relativ konstanten Bedingungen". Hierher gehört der an denselben Punkten der Erde sich nur relativ wenig ändernde Luftdruck und Wasserdruck in Meeren, Seen usw.; ferner die allgemeine chemische Beschaffenheit der die lebendigen Systeme umgebenden Medien; wozu bei Zellkomplexen (Organen, Geweben) und einzelnen Zellen innerhalb des Verbandes eines höheren Organismus auch dieser ganze Organismus zu rechnen ist.

2. Die „fluktuierenden Bedingungen", d. h. die zwischen verschiedenen endlichen Werten erheblicher schwankenden Größen oder Faktoren, wie z. B. Licht und Temperatur; ferner bei den Zellen höherer Organismen die in den Säften zirkulierende Nahrung, die verschiedenen Einwirkungen der Teile des Organismus aufeinander usw.

3. Die „periodisch auftretenden Bedingungen", d. h. die zwischen Null und erheblicheren endlichen Werten schwankenden Größen oder Faktoren: wie z. B. die periodische Einfuhr von Nahrung in den Verdauungskanal; Einwirkungen von Naturereignissen wie Hagel, Blitz, Sturm, große Trockenheit und Hitze; Einwirkungen anderer Organismen, wie bei der Befruchtung, Schädigung durch Feinde usw., und sonstige verschiedenartige periodische Einflüsse, besonders auch solche, die innerhalb eines Organismus von einem Teil des Nervensystems auf andere, ferner auf Muskeln, Drüsen usw. ausgeübt werden. Es sei hier schon darauf aufmerksam gemacht, daß wir uns bei den periodisch auftretenden Bedingungen ganz besonders im Bereich der „Reize" befinden.

In jeder der genannten drei Gruppen von äußeren Bedingungen gibt es solche von sehr verschiedener ökologischer Bedeutung. Diese kann eine vierfach verschiedene sein:

---

[1]) Die Einteilung nach diesen Gesichtspunkten ist aus verschiedenen Gründen empfehlenswert, besonders auch im Hinblick auf die Beurteilung der DARWINschen Selektionstheorie und der anderen phylogenetischen Theorien. Das ist den meisten Autoren noch unbekannt. Siehe hierüber P. JENSEN, Organische Zweckmäßigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie. Jena 1907, S. 210 ff.

1. Wir finden Bedingungen, die für die Erhaltung des lebendigen Systems unbedingt notwendig sind, so daß bei ihrem Fehlen oder Anderssein[1]) der durchschnittliche normale Ablauf der Lebensprozesse nicht mehr möglich ist und das System der Nekrobiose verfällt. In diesem Falle gehört eine Bedingung zu den unentbehrlichen „Erhaltungsbedingungen“ (auch „Existenzbedingungen“ oder „Lebensbedingungen“[2]) genannt), deren Gesamtheit das Minimum von äußeren Bedingungen ausmacht, unter denen das System sein Leben noch eben zu erhalten vermag. Das eben erträgliche Minimum von Nahrung, die obere und untere erträgliche Grenztemperatur usw. gehören hierher.

2. Lassen wir eine den gerade noch erträglichen Minimalwert zeigende Bedingung sich verbessern, so wird sie aus einer eben ausreichenden eine förderliche, günstige und „zweckmäßige“, die bei einer gewissen Grenze dann ihr Optimum erreicht. Als Beispiel diene wieder die Nahrung, die über den eben ausreichenden Wert hinaus förderlich, günstig, „zweckmäßig“ sein kann und innerhalb dieses förderlichen Bereiches einen optimalen Wert besitzt. Sind alle einzelnen Bedingungen optimal, so haben wir das allgemeine Bedingungsoptimum.

3. Zur Gruppe der indifferenten Bedingungen sind diejenigen Faktoren zu rechnen, die zwar auf ein lebendiges System mit merklichen Beträgen „einwirken“, aber auch fehlen könnten, ohne daß das Verhalten des Systems wesentlich geändert würde. Diese Bedeutung hat wohl für eine größere Anzahl von Organismen der mechanische Druck des atmosphärischen Stickstoffs oder doch ein beträchtlicher Teil desselben, sowie auch verschiedene Stoffe, die beiläufig mit der Nahrung zusammen aufgenommen und umgesetzt werden u. dgl. Nicht gehören zu diesen „Bedingungen“ selbstverständlich solche Faktoren, deren „Indifferenz“ darin besteht, daß sie überhaupt nicht nennenswert auf das betreffende lebendige System „einwirken“. Das gilt z. B. für einen in der Nachbarschaft eines lebendigen Systems ruhig daliegenden Stein, der, obgleich er gewisse Beträge von Licht- und Wärmestrahlen usw. aussendet, zurzeit keine quantitativ nennenswerte Wirkung auf das System ausübt. Ein solcher Faktor gehört also praktisch überhaupt nicht zu den „Bedingungen“, da das lebendige System nicht von ihm abhängt.

---

[1]) Siehe unten S. 25f.

[2]) Siehe unten S. 21.

4. Daß die verschiedensten Bedingungen auch schädlich für lebendige Systeme sein können, bedarf keiner weiteren Ausführung.

Wir wenden uns jetzt weiter zu den inneren Bedingungen (Systembedingungen i. w. S.) lebendiger Systeme. Hier haben wir es im wesentlichen mit den schon oben (S. 9 ff.) behandelten Bedingungen physikalisch-chemischer Systeme zu tun, doch finden wir in dieser Hinsicht bei den lebendigen Systemen mancherlei wichtige Besonderheiten. Verhältnismäßig einfach sind die inneren Bedingungen bei vielen einzelligen lebendigen Systemen, sie nehmen aber zum Teil ganz außerordentlich an Kompliziertheit zu bei vielzelligen Systemen. Früher (S. 16) wurde ausgeführt, daß für die einzelne Zelle eines höheren Organismus der ganze übrige vielzellige Organismus mit seinem mannigfaltigen Komplex von Bedingungen zu den äußeren Bedingungen dieser einen Zelle gehöre; für den Gesamtorganismus ist nun ebendieser ganze Komplex, mit Ausnahme der in ihm enthaltenen reagierenden Stoffe[1]), zu den inneren Bedingungen zu rechnen.

Wir haben hier wieder Systembedingungen (Systembedingungen i. e. S.) und Maschinenbedingungen zu unterscheiden[2]).

Als Systembedingungen sind zunächst die drei schon früher erwähnten zu nennen, nämlich der (mechanische) Druck und die Temperatur, denen die reagierenden Stoffe des lebendigen Systems ausgesetzt sind, und die thermodynamischen Potentiale der „Komponenten" oder „Molekülgattungen"[3]) des im lebendigen System enthaltenen „chemischen Systems" resp. der Vielzahl von solchen[4]) im vielzelligen Organismus.

---

[1]) Siehe oben S. 9.

[2]) Bei meiner letzten einschlägigen Veröffentlichung (Artikel „Leben" im Handwörterb. d. Naturw., Bd. 6, S. 71, Jena 1912) habe ich die „inneren" Bedingungen des lebendigen Systems „Systembedingungen" schlechthin genannt und diese in „Systembedingungen I" und „Systembedingungen II" (oder „Maschinenbedingungen") zerlegt.

[3]) Siehe oben S. 10 u. 11 mit Anm. 1.

[4]) Das schon im einfachsten lebendigen System einer einzigen Zelle enthaltene „chemische System" ist ein „heterogenes (inhomogenes) System" oder ein „System mehrerer koexistierender Phasen". Siehe hierüber W. NERNST, Theoretische Chemie, 7. Aufl., Stuttgart 1913, S. 502 ff. und H. W. BAKHUIS ROOZEBOOM, Die heterogenen Gleichgewichte, Braunschweig 1901, S. 9 ff. Bezüglich der wichtigen physikalisch-chemischen Behandlungsweise des lebendigen Systems siehe P. JENSEN, Zur Theorie der Protoplasmabewegung und über die Auffassung des Protoplasmas als chemisches System,

Zu den beiden erstgenannten Systembedingungen ist hier noch eine kurze Erläuterung zu geben. Man könnte vielleicht meinen, daß der innere Druck und die innere Temperatur des lebendigen Systems keiner besonderen Erwähnung mehr bedürften, da sie schon durch die Werte angezeigt würden, die diese Größen in der Umgebung des Systems besitzen. Das ist aber durchaus nicht immer der Fall. So ist in vielen Zellen der innere mechanische Druck um viele Atmosphären größer als der äußere, wie besonders der Turgordruck der Pflanzenzellen lehrt; auch kann der Druck in Hohlorganen vielzelliger Tiere größer oder kleiner sein als der des äußeren Mediums, wie der Blutdruck, Lymphdruck und der „negative“ Druck oder Unterdruck in der Pleurahöhle. Ferner stimmt im lebenden homoiothermen Organismus (Warmblüter) die Innentemperatur nur ausnahmsweise einmal mit der Außentemperatur überein.

Die genannten drei Bedingungen, von denen das thermodynamische Potential, wie oben erwähnt[1]), implizite eine ganze Schar einfacherer Größen repräsentiert, werden im lebendigen System sehr häufig noch durch einige weiter hinzukommenden Bedingungen vermehrt; von solchen seien besonders genannt elektrische Potentialdifferenzen und elektrische Ströme („Ruheströme“, „Aktionsströme“) und ferner Enzyme (d. h. organismische Katalysatoren).

Wir wenden uns zu den Maschinenbedingungen, zunächst der einfachsten lebendigen Systeme, nämlich der einzelnen Zellen. Hier gehören zu diesen Bedingungen die semipermeablen (halbdurchlässigen) Grenzschichten zwischen dem Protoplasma einerseits und seiner äußeren Umgebung[2]), dem Zellkern, Vakuolen und sonstigen Einschlüssen andererseits; ferner die eigenartige, in der Zellstruktur zum Ausdruck kommende räumliche Anordnung von Protoplasma, Zellkern, Zentrosom, Chlorophyllkörpern, Mikrosomen usw. sowie die Änderungen dieser Anordnung durch Massenbewegungen (Protoplasmabewegung); endlich die kapillaren Dimen-

Anatom. Hefte, Bd. 27, 1905, S. 850ff. und Artikel „Leben“ im Handwörterb. d. Naturw.. Bd. 6, S. 64, Jena 1912; ferner die wertvollen eingehenden Untersuchungen von H. ZWAARDEMAKER, „Die physiologisch wahrnehmbaren Energiewanderungen“, in Ergebnisse der Physiologie, Bd. 4, S. 423, 1905; ferner „Die im ruhenden Körper vorgehenden Energiewanderungen“, ebenda, Bd. 5, S. 108, 1906; endlich „Die Energetik der autochthon periodischen Lebenserscheinungen“, ebenda, Bd. 7, S. 1, 1908.

[1]) Siehe oben S. 11.

[2]) Hier ist also die vielbehandelte „Plasmahaut“ gemeint.

sionen der Zellen und ihrer Teile, wodurch die für makroskopische Verhältnisse geltenden physikalisch-chemischen Gesetzmäßigkeiten bestimmte Modifikationen erfahren[1]).

Eine gewichtige Eigentümlichkeit einzelner dieser Maschinenbedingungen des lebendigen Systems der Zelle muß noch besonders betont werden: manche Teile des Systems, die Maschinenbedingungen darstellen, sind gleichzeitig auch Bestandteile des chemischen Systems, also an den chemischen Prozessen teilnehmende reagierende Stoffe; das gilt vor allem für die Grenzschichten des Protoplasma gegen die Umgebung und alle die vorhin genannten Einschlüsse der Zelle. Diese Grenzschichten ändern sich mit den Lebensprozessen und dadurch also auch die mit ihnen gegebenen Maschinenbedingungen; die Plasmahaut z. B. wird auf diese Weise veränderlich in ihrer Oberflächenspannung, Permeabilität usw.

Ist ein lebendiges System nicht einzellig, sondern mehrzellig, so kommt, wie besonders bei den höheren Tieren und Pflanzen, noch eine große Mannigfaltigkeit weiterer Maschinenbedingungen zu den schon genannten hinzu. Es sei nur hingewiesen auf die unter Beteiligung von Bindegewebe, Knorpel und Knochen aufgebauten Stützen, Membranen, Gefäße, Körperhöhlen, Organe und Organsysteme der höheren Tiere.

Der Vollständigkeit halber sei auch der ökologischen Bedeutung der inneren Bedingungen des lebendigen Systems in Kürze gedacht. Diese können, wie auch die äußeren Bedingungen, entweder nur eben den notwendigsten Anforderungen genügen oder sie können über diese hinaus förderlich, mehr oder minder optimal sein oder sie können indifferent oder endlich auch schädlich sein. Entscheidend für all dies ist, ob der Organismus normal und gesund oder abnorm, krank, pathologisch verändert ist; und ferner ob innerhalb der Grenzen des Normalen die Funktionstüchtigkeit der für die inneren Bedingungen maßgebenden Teile des Systems eine größere oder geringere ist. Da die inneren Bedingungen, wie wir sahen[2]), auch von den reagierenden Stoffen des lebendigen Systems abhängen, so wird also ihr ökologisches Verhalten auch durch die letzteren mitbestimmt.

---

[1]) Näheres hierüber bei W. GIBBS, Thermodynamische Studien, Deutsche Übersetzung, Leipzig 1892.

[2]) Siehe oben S. 18ff.

VIII. Die Begriffe der Lebensbedingungen, Existenzbedingungen, Erhaltungsbedingungen, Ruhebedingungen, Erregungsbedingungen usw.

Einige wichtigen spezielleren Bedingungsbegriffe, die sich aus der ökologischen Bedeutung der verschiedenen Bedingungen ergeben, müssen hier noch betrachtet werden.

Zwar kann man für jede Erscheinung eines lebendigen Systems nach dem sie bestimmenden Bedingungskomplex fragen, aber es wäre unnötig und unökonomisch, für jeden solchen Bedingungskomplex einen stereotypen Namen zu verlangen. Dagegen gibt es wichtige große Erscheinungskomplexe lebendiger Systeme, deren Bedingungen durch einen zusammenfassenden Namen auszuzeichnen zweckmäßig und zum Teil auch gebräuchlich ist. Die am häufigsten anzuwendenden Bedingungsbegriffe sollen hier vorgeführt werden.

Aus der Gesamtheit der äußeren und inneren Bedingungen, unter die ein lebendiges System versetzt werden kann, sei zunächst derjenige Komplex herausgehoben, bei dessen Realisierung das System sich mit seinen wesentlichen „normalen" Lebenserscheinungen erhalten oder, kurz ausgedrückt, das Leben bestehen kann. Diese Bedingungen sind nun aber sowohl dann erfüllt, wenn das Minimum von notwendigen Bedingungen, als auch wenn das Optimum[1]) vorhanden ist, und selbst dann noch, wenn daneben indifferente und sogar in nicht zu hohem Grade schädliche Bedingungen verwirklicht sind. Der so charakterisierte Bedingungsbegriff ist also umfassender als derjenige, der nur alle die Bedingungen einschließt, die realisiert sein müssen, wenn Leben bestehen soll, wie Temperaturen, Nahrungsmengen usw. zwischen gewissen Grenzwerten. Noch enger ferner sind die Begriffe vom eben noch ausreichenden Minimum und vom Optimum der Bedingungen.

Wenden wir uns zur Wahl der Bezeichnungen für diese verschiedenen Bedingungsbegriffe! Der weiteste, der alle[2]) Bedingungen zum Inhalt hat, unter denen wir ein lebendiges System vorfinden können, wobei nichts darüber ausgesagt ist, ob und wie es sich etwa zu erhalten vermag, bedarf wohl keines besonderen Namens. Für den Begriff ferner, der die Bedingungen umfaßt, unter denen

[1]) Siehe oben S. 15 und 17.

[2]) Hier und im folgenden ist stets an äußere und innere Bedingungen zugleich gedacht.



ein lebendiges System zu leben imstande ist, die also erfüllt sein können, wenn das Leben bestehen soll, haben wir verschiedene Bezeichnungen zur Verfügung: Lebensbedingungen, Existenzbedingungen und Erhaltungsbedingungen. Diese gleichen Benennungen kommen aber auch für den folgenden Begriff in Betracht, der die Bedingungen einschließt, die erfüllt sein müssen, wenn Leben bestehen soll. Für die beiden letztgenannten Bedingungsbegriffe wurde häufig, wie z. B. von PREYER, VERWORN und PÜTTER, ohne Unterscheidung der Ausdruck „Lebensbedingungen" gebraucht[1]). Hier ließe sich etwa so verfahren, daß die Bedingungen, die realisiert sein können, wenn Leben bestehen soll, als „Lebensbedingungen", und diejenigen, welche realisiert sein müssen, als „Existenz-" oder „Erhaltungsbedingungen" bezeichnet werden[2]). Die Begriffe der „optimalen Lebensbedingungen" oder des „Bedingungsoptimums" und der „minimalen Erhaltungsbedingungen" oder des „Bedingungsminimums" bedürfen keiner weiteren Erläuterung.

Innerhalb der „Lebensbedingungen" sind dann noch die Bedingungen für aktuelles Leben und für latentes Leben zu unterscheiden[3]). Und ferner kann man dem Begriff der Lebensbedingungen die ebenfalls sehr inhaltsreichen Begriffe der Krankheits- und der Sterbebedingungen gegenüberstellen.

Endlich möge noch der Ruhebedingungen und Erregungsbedingungen gedacht werden. Bei vielen lebendigen Systemen, wie z. B. Muskeln, Sinnesorganen, Nerven, ist bekanntlich ein typischer Unterschied zwischen der „Ruhe" und der „Erregung" oder „Tätigkeit" vorhanden. In Anbetracht der großen ökologischen Bedeutung dieser beiden Erscheinungsweisen des lebendigen Systems ist es erforderlich, die entsprechenden Bedingungsbegriffe zu formulieren. Bisher haben wir hier noch keinen eindeutigen und zweckmäßigen Sprachgebrauch, wie an einem Beispiel erläutert sei, das durchaus keine Ausnahme bildet. O. WEISS gibt in seiner Darstellung der Protoplasmabewegung in NAGELS Handbuch der Physiologie[4]) dem 5. Kapitel die Überschrift: „Die äußeren Be-

---

[1]) Siehe oben S. 2 f.

[2]) Einiges Nähere darüber, welche Bedingungen zu den Erhaltungsbedingungen lebendiger Systeme, und zwar pflanzlicher und tierischer, gehören, siehe bei P. JENSEN, Artikel „Leben", Handwörterb. d. Naturwiss., Bd. 6, S. 70, Jena 1912.

[3]) Siehe Artikel „Leben", S. 72 und 79.

[4]) Bd. 4, S. 645, Braunschweig 1905.

dingungen für das Bestehen der Protoplasmabewegungen". Da nun sowohl zu denjenigen äußeren Bedingungen, die vorhanden sein können, wenn Protoplasmabewegung stattfinden soll, als auch zu denen, die vorhanden sein müssen, wenn bestimmte Modifikationen der Protoplasmabewegung auftreten sollen, die „Reize"[1]) gehören, so wäre zu erwarten gewesen, daß in dieser Übersicht über die äußeren Bedingungen auch die „Reize" mitgenannt würden. Das ist aber nicht der Fall; vielmehr bringt erst das nächste Kapitel, getrennt von der Behandlung der „Bedingungen" der Protoplasmabewegung, die „Wirkung der Reize". Und in derselben Weise wird in der Darstellung der Flimmerbewegung[2]) verfahren. Die „Reize" werden hier also nicht zu den „äußeren Bedingungen" gerechnet, sondern sie werden ihnen koordiniert.

Unter welche der zuvor behandelten Bedingungsbegriffe fallen nun die Bedingungen, die WEISS in dem obigen Falle als „äußere Bedingungen" schlechthin bezeichnet? Es sind wohl die äußeren „Lebensbedingungen" oder auch die „Erhaltungsbedingungen", beide nach Abzug der „Reize". Was so übrig bleibt, sind aber die Bedingungen, unter denen die Prozesse des „ruhenden" lebendigen Systems vonstatten gehen; wir nennen sie kurz die „Ruhebedingungen". Doch sei daran erinnert, daß nicht alle lebendigen Systeme sich unter diesen Bedingungen in dem typischen Zustande der Ruhe befinden, den wir z. B. von den ruhenden Skelettmuskeln kennen; daß vielmehr die mit Automatie[3]) begabten Systeme, wie z. B. Atemzentrum, Herz, Rhizopodenplasma, auch unter den „Ruhebedingungen" Erscheinungen[4]) zeigen, die wir sonst nur unter „Erregungsbedingungen" anzutreffen gewöhnt sind. Damit kommen wir zu diesen. „Erregungsbedingungen" sind diejenigen Bedingungen, die wir erhalten, wenn wir zu den Ruhebedingungen solche Bedingungen hinzufügen, die für das betreffende lebendige System „Reize" darstellen. Daß es außer den genannten noch viele anderen engeren Bedingungsbegriffe gibt, von denen gelegentlich Gebrauch gemacht wird, bedarf keiner weiteren Ausführung.

---

[1]) Eine Definition von „Reiz" kann hier noch unterbleiben.

[2]) Im selben Handbuch, Bd. 4, S. 681.

[3]) Siehe hierüber später S. 51.

[4]) Siehe hierüber P. JENSEN, Artikel „Bewegung" (Allgemeine Physiologie der Bewegung), Handwörterb. d. Naturwiss., Bd. 1, S. 1065ff., Jena 1912.

IX. Die Frage der Gleichwertigkeit oder Äquivalenz der Bedingungen

Die Unterscheidung der Bedingungen eines lebendigen Systems in notwendige, förderliche, indifferente und schädliche liefert uns den Ausgangspunkt für die Stellungnahme zu einer Diskussion, die sich jüngst an die Frage der „Gleichwertigkeit" („Äquivalenz") oder „Ungleichwertigkeit" der verschiedenen Bedingungen geknüpft hat. Ein Teil der Autoren behauptet, alle die verschiedenen „Bedingungen" seien „gleichwertig", während von anderer Seite die gegenteilige Meinung vertreten wird[1]. Zunächst sei zu den Bezeichnungen „gleichwertig" usw. hier gleich eine Bemerkung gemacht: Mir scheint das Wort „gleichwertig" und „äquivalent" für den gedachten Begriff nicht glücklich gewählt zu sein, da hier von einer Wertung wie bei bewußten Handlungen nicht die Rede ist und ebensowenig von einer quantitativen Äquivalenz wie in der Thermodynamik, Valenzlehre usw.

Meine bisherigen Ausführungen lassen, wie im folgenden noch weiter dargelegt werden soll, schon erkennen, daß unser Urteil in der vorliegenden Frage in ganz besonderem Maße davon abhängen muß, was man hierbei unter „Bedingung" versteht. Ein großer Teil der Meinungsdifferenzen auf diesem Gebiete ist offenbar dadurch hervorgerufen worden, daß die Autoren die verschiedenen Bedingungsbegriffe nicht auseinandergehalten und bei ihrer Diskussion gar nicht immer denselben Begriff gemeint haben. Ferner scheinen mir aber auch zwei verschiedenartige Fragestellungen miteinander vermischt worden zu sein.

Wir haben es nämlich bei dieser Diskussion, was zunächst erörtert sei, mit zwei ganz verschiedenartigen Fragestellungen zu tun. Einerseits können wir nach den Bedingungen fragen, von denen ganz allgemein das Leben, die Erhaltung und das Wohlergehen eines lebendigen Systems (oder, noch allgemeiner, die Erhaltung der wesentlichen Eigentümlichkeiten eines Systems) abhängt, und andererseits nach den Bedingungen, von denen eine, vielleicht gar nicht lebenswichtige, gar nicht integrierende Er-

[1] Von der Literatur über diese Fragen, auf die ich hier nicht im einzelnen eingehen kann, sei nur erwähnt: M. VERWORN, Kausale und konditionale Weltanschauung, Jena 1912 und W. ROUX, Über kausale und konditionale Weltanschauung und deren Stellung zur Entwicklungsmechanik, Leipzig 1913.

scheinung des lebendigen Systems (oder eine nicht wesentliche Eigenschaft eines Systems) abhängig ist.

Beginnen wir mit der ersten dieser beiden Fragestellungen. Auch hier müssen wir nochmals zwei erheblich verschiedene Fälle unterscheiden:

Sobald wir von dem oben definierten Begriff der „Lebensbedingungen" ausgehen, der die Bedingungen umfaßt, unter denen Leben bestehen kann oder die Leben zulassen, so ist es klar, daß die einzelnen Bedingungen, je nachdem, ob sie notwendig, förderlich, indifferent oder schädlich sind, sehr verschiedene „Wertigkeit" besitzen. Das würde zum Teil auch noch gelten, wenn wir den Begriff der „Existenz- oder Erhaltungsbedingungen" zugrunde legten, was nicht näher ausgeführt werden soll.

Anders wird unser Urteil lauten, sobald wir diejenigen Bedingungen meinen, die in dem Begriff des „notwendigen Bedingungs-Minimums" enthalten sind. Die hierdurch charakterisierten Bedingungen sind insofern „gleichwertig", als sie alle gleicherweise notwendig sind und nicht „vermindert" werden dürfen, wenn das Leben bestehen soll[1]).

Also schon innerhalb der ersten Fragestellung muß das Urteil bald auf Gleichwertigkeit, bald auf Ungleichwertigkeit lauten.

Die zweite Fragestellung, zu der wir jetzt übergehen wollen, gilt ebenfalls sowohl dem lebendigen System als auch jedem beliebigen System oder Ding. Es handelt sich hier um die Frage nach den Bedingungen, von denen eine bestimmte Erscheinung eines Systems abhängt, wobei aber vorausgesetzt ist, daß bei jeder Änderung dieser Bedingungen die betreffende Erscheinung sich derart ändert, daß wir sagen können: „Es ist nicht mehr ‚dieselbe' Erscheinung" oder „die frühere Erscheinung ist verschwunden". Das wird stets der Fall sein, wenn wir die Auffassung vertreten, daß schon nach einer sehr geringen Änderung einer Erscheinung diese nicht mehr „dieselbe" Erscheinung sei[2]).

---

[1]) Um Mißverständnisse zu vermeiden, sei darauf hingewiesen, daß es z. B. auch eine solche „Verminderung" der Bedingungen ist, wenn eine eben noch erträgliche Höchsttemperatur noch weiter erhöht wird. Das Gegenteil von „Verminderung" des „Bedingungsminimums" (d. h. also seiner Verschlechterung) besteht in allen denjenigen Änderungen der Bedingungen, die in der Richtung nach dem Bedingungs-Optimum hin stattfinden.

[2]) Wenn z. B. eine Reaktionsgeschwindigkeit oder eine Löslichkeit bei einer geringen Temperatursteigerung auch nur ein wenig zunehmen, so sind es nachher nicht mehr „dieselben" Erscheinungen.



Unter solchen Umständen kann man dann wohl sein Urteil dahin abgeben, daß alle Bedingungen für das Sein oder Nichtsein dieser Erscheinung „gleichwertig“ seien. Statt „gleichwertig“ werden wir freilich besser sagen: In dieser einen Hinsicht, daß nämlich jede die conditio sine qua non der gedachten Erscheinung ist, sind alle diese im übrigen vielleicht ganz verschiedenartigen Bedingungen gleich oder sie sind für das Zustandekommen jener Erscheinungen gleich notwendig[1]).

In anderer Hinsicht aber sind die Bedingungen meist von sehr verschiedener Bedeutung für das Verhalten einer Erscheinung. Denn eine Erscheinung ist fast stets je eine verschiedene Funktion[2]) (im mathematischen Sinne) der verschiedenen Bedingungen (im weitesten Sinne) oder Größen[3]), von denen sie abhängt. Mit anderen Worten: Eine Erscheinung ist meist in verschiedenartiger Weise von ihren einzelnen Bedingungen abhängig, derart, daß bei der Änderung der einen Bedingung die Erscheinung verhältnismäßig wenig geändert wird, bei der Änderung der anderen Bedingung verhältnismäßig stark: auch können die Änderungen der Erscheinungen bei verschiedenen Bedingungen qualitativ verschieden sein[4]). In solchen Fällen müssen wir also, wenn wir nun einmal derartige Bezeichnungen anwenden wollen, wieder von einer „Ungleichwertigkeit“ der Bedingungen sprechen.

Das, worauf es bei solchen Feststellungen in erster Linie ankommt, ist aber offenbar die genaue Ermittlung der funktionalen Beziehungen zwischen der untersuchten Erscheinung und ihren einzelnen Bedingungen. Ist diese gelungen, dann dürfte aber eine andere Unterscheidung als die nach der „Wertigkeit“ zweckmäßiger sein, nämlich die Unterscheidung zwischen den mehr und den weniger ins Gewicht fallenden, den mehr und den weniger maßgebenden Bedingungen[5]). Beispielsweise ist bei dem freien Fall einer Bleikugel aus einer Höhe von 10 Metern für das Zustandekommen ihrer Geschwindigkeit maßgebend oder ins

---

[1]) In einem chemischen System sind für das Zustandekommen des Erscheinung des Gleichgewichts gleich notwendig: überall gleicher Druck, gleiche Temperatur und gleiches thermodynamisches Potential. Siehe hierüber oben S. 10f.

[2]) Siehe oben S. 7 und 12ff.

[3]) Siehe oben S. 7 und 12ff.

[4]) Hierbei kommt es auch noch darauf an, was man für eine „Erscheinung“ meint, ob einfache oder komplexe Größen oder Vorgänge usw.

[5]) Siehe hierüber P. JENSEN, Erleben und Erkennen, Jena 1919, S. 18.

Gewicht fallend die Beschleunigung durch die Schwere und die Zeit, entsprechend der Gleichung $v = gt$; nicht aber fällt bei diesem Vorgang ins Gewicht der ebenfalls das Geschehen mitbedingende Reibungswiderstand der Luft, den man daher unter derartigen Umständen meistens vernachlässigen kann. Doch fällt diese Bedingung bekanntlich mit zunehmender Oberfläche und Geschwindigkeit (resp. Fallhöhe und Fallzeit) des fallenden Körpers mehr und mehr ins Gewicht.

Eine analoge Unterscheidung wäre die zwischen den Bedingungen, deren Änderungen wesentliche Änderungen einer „Erscheinung"[1]) resp. deren Verschwinden und etwaiges Auftreten „neuer Erscheinungen" zur Folge haben, und solchen, deren Änderungen nur relativ unwesentliche Änderungen bewirken, bei denen also die betreffende „Erscheinung" im großen und ganzen bestehen bleibt.

Das eben Angeführte ist sowohl auf gleichzeitig als auch auf ungleichzeitig[2]) vorhandene Bedingungen oder beteiligte Größen anzuwenden. Eigenartige Verhältnisse treten hier häufig im Falle der Ungleichzeitigkeit auf, wobei sich auch praktisch wichtige Fragen ergeben können. Angenommen z. B., ein Organismus habe anläßlich einer schädlichen Bedingung eine dauernde, aber wenig störende Veränderung erfahren; später folge auf diese eine nochmalige ähnliche oder auch an sich noch weniger schädliche Bedingung, die ohne das Vorhergehen der anderen jedenfalls nicht ungünstiger gewirkt hätte als diese; hierbei werde nun aber durch Addition resp. Potenzierung der Wirkungen dieser beiden an sich wenig schädlichen Bedingungen eine sehr beträchtliche Störung des Organismus hervorgerufen[3]). In diesem Falle würde man die Frage nach der Wertigkeit der beiden Bedingungen etwa so zu beantworten haben: Hinsichtlich des Zustandekommens der zuletzt eingetretenen Schädigung sind sie gleichwertig; obgleich sie hinsichtlich ihrer unmittelbaren Wirkungen auf den Organismus als ungleichwertig bezeichnet werden müssen, was aber daher rührt, daß der letztere sich zu den beiden Zeiten in verschiedenem Zustande befand. Derartige Verhältnisse spielen bei der Ätiologie der Krankheiten und bei der praktischen Beurteilung von Unfällen eine wichtige Rolle.

---

[1]) Siehe oben S. 26 Anm. 4.

[2]) Siehe hierüber oben S. 13 f.

[3]) Hier ist an Anaphylaxie, kumulative Giftwirkung usw. zu denken.

X. Der Begriff der Ursache und Kausalität

Mit den letzten Ausführungen haben wir ein Gebiet betreten, das ebenfalls Gegenstand zum Teil recht lebhafter Diskussionen ist. Es handelt sich dabei um Erörterungen über die Ausdrücke und Begriffe „Ursache", „Kausalität" und Verwandtes. In diesen Fragen zur Klärung beizutragen ist auch im Hinblick auf die Definition des „Reizes" von Wichtigkeit.

Gegen die Verwendung der Ausdrücke Ursache, Wirkung, Kausalität usw. in den Naturwissenschaften ist schon seit langer Zeit wiederholt Einspruch erhoben worden. Hierbei muß man aber Einwendungen zweierlei Art streng auseinander halten, was durchaus nicht immer in genügendem Maße geschehen ist. Entweder beruht die Bezeichnung „Ursache" usw. auf einer unklaren, schiefen oder unrichtigen Vorstellung von den Beziehungen zwischen den Naturerscheinungen oder aber die Sachlage ist die, daß zwar diese Vorstellungen einwandsfrei sind und nur die leicht mißverständlichen und häufig nicht eindeutigen Bezeichnungen „Ursache" usw. verwendet werden und so auch eine anfechtbare Auffassung vortäuschen können.

Die erstere Auffassung, die, noch im Banne animistischer Überlieferungen, in der „Ursache" etwas anderes sieht als eine Bedingung oder einen Bedingungskomplex in dem obigen allgemeinsten Sinne[1]) ist im Interesse eines richtigen Verfahrens beim wissenschaftlichen Erklären und Erkennen auf das entschiedenste zu bekämpfen[2]). Damit hat vor fast 50 Jahren schon E. MACH[3]) in nachhaltigster Weise begonnen, indem er an die Stelle des unbestimmten Ursachenbegriffes den mathematischen Funktionsbegriff setzte, also die Feststellung der „Abhängigkeit der Erscheinungen voneinander" oder, wie er lieber sagte, die Feststellung der „Abhängigkeit der Merkmale der Erscheinungen voneinander". So hatte MACH damals schon, wie

---

[1]) Siehe oben S. 12f.

[2]) Gegen die Anwendung des psychologischen Ursachenbegriffes bei der Darstellung psychologischer Zusammenhänge ist selbstverständlich nichts einzuwenden, was ausdrücklich bemerkt sein möge. Es sei nur erinnert an Wendungen, wie: „Jemand hat Ursache oder Grund, betrübt zu sein" u. dgl.

[3]) E. MACH, Die Geschichte und die Wurzel des Satzes der Erhaltung der Arbeit. Prag 1872. Ferner: Die Analyse der Empfindungen, 6. Aufl. Jena 1911, und andere Schriften desselben Verfassers.



auch später wiederholt, als das Ziel des naturwissenschaftlichen Erklärens die „Beschreibung" hingestellt, ein Bestreben, das alsbald besonders von G. KIRCHHOFF erfolgreich unterstützt wurde[1]). Scharf herausgearbeitet und in systematischer Weise angewandt hat diese Auffassung dann besonders auch R. AVENARIUS[2]). Er klärt ferner dieses ganze Denkverfahren noch weiter auf, indem er genau ausführt, in welcher Weise Bestandteile eines Systems, die voneinander abhängen, dadurch zu Bedingungen der Beschaffenheit des Systems und seiner Änderungen werden und wie durch die Gesamtheit dieser Bedingungen alle Erscheinungen und Eigenschaften des Systems eindeutig bestimmt werden. Von späteren Autoren, die auf diese Fragen näher eingegangen sind, seien nur noch J. PETZOLDT[3]) und M. VERWORN[4]) genannt.

Endlich sei hier noch hinzugefügt, daß das Prinzip der eindeutigen Bestimmtheit als oberstes Erklärungsprinzip durch die großen Umwälzungen, die besonders die EINSTEINsche Relativitätstheorie und die Quantentheorie in den exakten Naturwissenschaften hervorgebracht haben[5]), in keiner Weise beeinträchtigt wird. Diese beiden Theorien spielen nur bei der Anwendung des genannten Prinzipes eine Rolle, indem durch sie in jedem einzelnen Fall die Feststellung der am Zustandekommen einer Erscheinung maßgebend beteiligten Größen[6]) mehr oder weniger beinflußt wird. Darüber hinaus aber vermag die Relativitätstheorie uns bei der Begründung des auf dem Prinzip der eindeutigen Bestimmtheit beruhenden naturwissenschaftlichen und überhaupt wissenschaftlichen Erkenntnisverfahrens sehr

---

[1]) G. KIRCHHOFF, Vorlesungen über mathematische Physik. Mechanik. Leipzig 1874. Zur Frage der Identifizierung von „Beschreibung" und „Erklärung" siehe P. JENSEN, Erleben und Erkennen. Jena 1919, S. 27.

[2]) R. AVENARIUS, Kritik der reinen Erfahrung, I. Aufl. Leipzig 1888/90; II. Aufl., 1907, besonders Bd. I, S. 26 ff.

[3]) J. PETZOLDT, Einführung in die Philosophie der reinen Erfahrung. Leipzig 1900/04.

[4]) M. VERWORN, Kausale und konditionale Weltanschauung. Jena 1912.

[5]) Zur allgemeinen Orientierung über diese beiden Theorien seien aus der großen einschlägigen Literatur nur genannt: A. EINSTEIN, Über die spezielle und allgemeine Relativitätstheorie. Sammlung Vieweg, Heft 38, Braunschweig 1917, und S. VALENTINER, Die Grundlagen der Quantentheorie, Sammlung Vieweg, Heft 15, Braunschweig 1914.

[6]) Einiges Nähere hierüber bei P. JENSEN, Erleben und Erkennen, S. 18 ff., Jena 1919.

wichtige Dienste zu leisten, und zwar in zweifacher Hinsicht: Erstens nämlich ist sie im Sinne einer rein beschreibenden Erklärungsweise orientiert und schon deshalb in hohem Maße geeignet, das Ansehen des Prinzips der eindeutigen Bestimmtheit zu fördern; und zweitens erkennt sie im letzten Grunde die vermeintliche Schranke zwischen der objektiven und subjektiven Welt nicht an, indem sie die Abhängigkeit auch der physischen Eigenschaften der wahrgenommenen Dinge von dem wahrnehmenden Beobachter feststellt, womit sie bei folgerichtiger Weiterbildung zu der umfassenden, einheitlich beschreibenden philosophischen Lehre des relativistischen Positivismus[1]) führt, der allein eine konsequente Anwendung des Prinzips der eindeutigen Bestimmtheit zugleich auf das physische und psychische Geschehen darbietet. Dadurch verspricht die Relativitätstheorie der Physik dem relativistischen Positivismus, den man auch als die philosophische Relativitätstheorie bezeichnen könnte, in seinem Kampfe gegen die dogmatisch-absolutistische mechanische Naturauffassung eine außerordentlich wertvolle Unterstützung zu leihen.

Anders als in den Fällen anfechtbarer Vorstellungen der oben charakterisierten Art liegt die Sache da, wo jemand trotz einer richtigen und klaren Anschauung von dem gesetzmäßigen Verhalten der Natur sich nur der unter Umständen gewiß mißzuverstehenden, altgewohnten, populären Ausdrücke „Ursache", „Wirkung", „Kausalität" usw. bedient. Und solche Fälle sind auch sehr häufig. Man erinnere sich nur daran, daß Robert Mayer, der als Aufklärer in diesen Fragen bahnbrechend war, in seiner berühmten Schrift über die „organische Bewegung" von den Worten „Ursache" und „Wirkung" ausgiebig Gebrauch macht. Und so haben seit Galilei und Newton, den Hauptbegründern der exakten Naturwissenschaften, unzählige echte Naturforscher die Ausdrücke Ursache, Wirkung, Grund, Kausalität, Naturnotwendigkeit usw. verwendet und doch die exakt-naturwissenschaftliche Denkweise zu eigen gehabt. Hier handelt es sich also nur um die Frage einer zweckmäßigen Ausdrucksweise.

Wie kommt es, daß auch heute noch selbst von solchen Forschern, die ganz auf dem eben bezeichneten exakt-wissenschaft-

[1]) Siehe hierüber J. Petzoldt, Das Weltproblem vom Standpunkte des relativistischen Positivismus, II. Aufl. Leipzig u. Berlin 1912, Bd. XIV der Sammlung „Wissenschaft und Hypothese".

lichen Boden stehen, die Worte „Ursache", „Kausalität" usw. recht oft auch bei der Darstellung physischer Zusammenhänge gebraucht werden? Das findet seine Ursache darin, daß diese Bezeichnungen in nicht wenigen Fällen bei genügender Klarheit und Eindeutigkeit den Vorteil der Kürze, der populären Verständlichkeit und der vielseitigen Anwendbarkeit besitzen. Obgleich gerade mit der letzteren wegen der sie bedingenden begrifflichen Unbestimmtheit auch erhebliche Nachteile verbunden sind, würde man diese Ausdrücke doch sehr ungern ganz entbehren.

Was zunächst die „Ursache" anbetrifft, so ließen sich hier diese Schwierigkeiten wohl überwinden, wenn man die Anwendbarkeit dieses Wortes zweckmäßig beschränkte. Zurzeit nämlich pflegt man es in dreifach verschiedenem Sinne zu gebrauchen:

Erstens wird als „Ursache" einer Erscheinung der ganze sie bedingende Komplex von Größen bezeichnet. Danach besteht z. B. die „Ursache" dafür, daß ein geschleuderter Stein eine bestimmte Parabel beschreibt, im wesentlichen in seinem Abgangswinkel, seiner Anfangsgeschwindigkeit, seiner Schwere, seinen Formverhältnissen und der Luftbeschaffenheit.

Zweitens wird als „Ursache" einer Erscheinung auch ein kleinerer oder größerer Teil des gesamten beteiligten Größenkomplexes oder Bedingungskomplexes angesprochen, und zwar meistens ein solcher Teil, der sich räumlich und zeitlich von dem übrigen Komplex besonders auszeichnet: Wenn ein Glas auf dem Tisch infolge Anstoßens an den Tisch umfällt, wenn eine gespannte Feder infolge Wegziehens eines Sperrzahnes zur Entspannung gelangt oder wenn eine explosible Substanz durch einen Schlag zur Explosion gebracht wird, so gelten Anstoßen, Wegziehen des Sperrzahnes und Schlag je als „Ursachen" der bezüglichen Erscheinungen oder Änderungen, während für ihre eindeutige Bestimmtheit noch eine Menge anderer gleichzeitig oder ungleichzeitig beteiligter Größen oder Bedingungen in Betracht kommen. Durch diesen Sprachgebrauch sind offenbar diejenigen Größen oder Bedingungen besonders hervorgehoben, die zu den anderen schon vorhandenen in auffälliger Weise neu hinzutreten, und zwar derart, daß sich an ihr Auftreten sofort die betreffende Erscheinung oder Änderung anschließt. Dadurch gewinnen diese beteiligten Größen oder Bedingungen ein besonderes Ansehen. Ihnen hat man in prägnanten Fällen noch den speziellen Namen

„Auslösungen“ beigelegt; in anderen Fällen die Bezeichnungen „Veranlassung“ und „Anlaß“.

Die dritte, nicht seltene Verwendungsweise des vielsinnigen Wortes „Ursache“ besteht schließlich darin, daß man im direkten Gegensatz zu dem eben geschilderten Sprachgebrauch gerade das zur „Ursache“ macht, was übrig bleibt, wenn man von dem gesamten Bedingungskomplex einer Erscheinung die neu hinzutretende, besonders auffällige Bedingung (nämlich die „Veranlassung“, den „Anlaß“, die „Auslösung“) abzieht. In diesem Sinne gilt als die eigentliche „tiefere Ursache“ (oder der „tiefere Grund“) für die Entwicklung der kinetischen Energie einer sich entspannenden Feder die durch ihr Aufziehen gewonnene statische Energie, während die Verschiebung des Sperrzahnes, also die „Veranlassung“ („Anlaß“, „Auslösung“) jetzt nicht mehr als „Ursache“ angesehen wird. Ähnlich spricht man von der „Ursache“ und von der „Veranlassung“ eines Krieges u. dgl. Hierzu sei noch bemerkt, daß die „Ursache“ in dem angegebenen Sinne zwar sehr häufig durch ungleichzeitig vorhandene Bedingungen dargestellt wird, aber auch in gleichzeitig vorhandenen allein bestehen kann.

Von diesen drei Verwendungsweisen des Wortes Ursache wäre es wohl zweckmäßig nur eine einzige, und zwar die dritte, beizubehalten, zumal da die übrigen leicht entbehrlich sind.

Für den ersten der drei Ursachen-Begriffe sei dies an dem obigen Beispiel erläutert. Statt von der „Ursache“ dafür, daß ein geschleuderter Stein eine bestimmte Parabel beschreibt, kann man ohne weiteres von „den Bedingungen“ oder dem „gesamten Bedingungskomplex“ für das Zustandekommen dieser Erscheinung sprechen.

Die dem zweiten Ursachen-Begriff zugrunde liegende Kategorie von Bedingungen hat schon längst einen sehr brauchbaren Namen bekommen, nämlich die von R. Avenarius eingeführte Bezeichnung „Komplementärbedingung“[1]); also die zu einem schon vorhandenen Bedingungskomplex neu hinzukommende Bedingung, durch die der eine Erscheinung eindeutig bestimmende Bedingungskomplex erst vollständig wird.

Zur Benennung des dritten Ursachen-Begriffes, der also den ganzen Bedingungskomplex minus Komplementärbedingung umfaßt, könnte man, wie schon gesagt, das Wort „Ursache“ reservieren, wie z. B. in dem obenerwähnten Sinne der „Ursache“ eines Krieges,

---

[1]) R. Avenarius, Kritik der reinen Erfahrung, II. Aufl., Leipzig 1907, Bd. I, S. 29.

gegenüber seiner „Veranlassung“ als seiner Komplementärbedingung. Als gleichbedeutend mit „Ursache“ könnte man auch „primärer Bedingungskomplex“ sagen.

Vielleicht noch weniger gern als auf das Wort „Ursache“ würde man wohl auf die Worte „Kausal“ und „Kausalität“ verzichten, wie z. B. in den Verbindungen „Kausale Betrachtungsweise“, „Kausalitätsbedürfnis“ u. dgl. Gewiß sind gegebenenfalls Ausdrücke wie „gesetzmäßige Betrachtungsweise“, „Bedürfnis nach Ergründung der funktionalen Beziehungen der Erscheinungen und ihrer eindeutigen Bestimmtheit“ u. dgl. genauer und eindeutiger; aber das, was man mit den kurzen, prägnanten und in weiten Kreisen verständlichen Worten „Kausal“ und „Kausalität“ meistens sagen will, leisten ihre exakteren Ersatzmittel wohl kaum unter denselben Umständen[1]). Aus dem gleichen Grunde erscheint es mir auch berechtigt zu sein, von der „Gültigkeit des Kausalgesetzes“ zu sprechen, durch das nach KANT ganz allgemein gesagt sein soll, daß jedem Geschehen etwas vorausgehen muß, worauf es gesetzmäßig folgt, oder daß das Vorausgehende stets die Bedingung für das Nachfolgende sei[2]). Eine derartige allgemeine Fassung kann auch heute noch verwendet und im Sinne des Prinzips der eindeutigen Bestimmtheit[3]) interpretiert werden[4]). Nicht mehr aber gilt das z. B. für die Lehre SCHOPENHAUERS von den „drei verschiedenen Formen der Kausalität“, nämlich der „Ursache im engsten Sinne“, dem „Reiz“ und dem „Motiv“. Diese drei verschiedenen Formen der Kausalität sind der dogmatische Ausdruck der durch seine Metaphysik zwiespältig gewordenen Naturauffassung SCHOPENHAUERS[5]).

[1]) Aus ähnlichen Gründen wird auch derjenige, der auf dem Boden des relativistischen Positivismus (siehe über diesen J. PETZOLDT, Das Weltproblem vom Standpunkte des relativistischen Positivismus, II. Aufl., Leipzig und Berlin 1912, Bd. XIV der Sammlung „Wissenschaft und Hypothese“) steht, Ausdrücke wie „mechanistische Auffassung der Lebensprozesse“, „Mechanik der geistigen Vorgänge“, „Mechanismus der Urteilsbildung“ u. dgl. unter Umständen gerne gebrauchen.

[2]) J. KANT, Kritik der reinen Vernunft, herausgeg. von B. ERDMANN, III. Stereotypausgabe, S. 177 ff., Hamburg u. Leipzig 1884.

[3]) Siehe oben S. 7, 12 und 28 ff.

[4]) Um das ganz scharf zum Ausdruck zu bringen, kann man auch von einer eindeutig-kausalen Einstellung, Denkweise, Weltanschauung usw. sprechen.

[5]) Wenn O. HERTWIG sich in seiner Allgemeinen Biologie (4. Aufl., S. 144, Jena 1912) ausdrücklich auf den Standpunkt dieser SCHOPENHAUERschen Kausalitätslehre stellt, so bedeutet das ein Zurückgebliebensein hinter der neueren theoretischen Naturwissenschaft.

Ähnlich wie die Bezeichnungen „Kausal“ und „Kausalität“ haben wir übrigens noch viele anderen verwandten Ausdrücke animistischen und anthropozentrischen Ursprungs, wie „Wirkung“, „Einwirkung“, „Einfluß“, „Kraft“, „Notwendigkeit“ usw. zu beurteilen. Selbst Worte wie „Abhängigkeit“, „funktionale Beziehungen“ und ähnliches sind animistisch gefärbt. Wir können eben aus unserer Sprache nicht heraus.

So komme ich zu dem Ergebnis: Ist der Gedankengang ein exakt-wissenschaftlicher, so dürfte es erlaubt sein, in geeigneten Fällen, wo Mißverständnisse nicht zu befürchten sind, auch die Ausdrücke „Ursache“, „Kausalität“ usw. zu benutzen.

XI. Das Verhältnis der Reize zu den Bedingungen

Mit den obigen Definitionen der „Bedingungen“ sind auch die wichtigen Beziehungen zwischen den „Reizen“ und den „Bedingungen“ der Lebenserscheinungen schon im allgemeinen klargelegt [1]). Es ist aber zu den bisherigen Ausführungen über diesen Gegenstand noch einiges hinzuzufügen.

Ohne den Begriff des Reizes schon definiert zu haben, konnten wir zunächst ganz allgemein sagen, daß alle „Reize“ stets zu den Bedingungen gehören, unter denen wir ein lebendiges System vorfinden können [2]). Das heißt aber, wie schon früher betont wurde, daß der Reizbegriff dem Begriff der Bedingungen nicht zu koordinieren, wie das gewöhnlich geschieht [3]), sondern zu subordinieren ist.

Im besonderen gilt das also auch für das Verhältnis des Reizbegriffes zu den Begriffen der „Lebensbedingungen“ und der „Existenz- oder Erhaltungsbedingungen“. Es gibt nämlich einerseits „Reize“, die zur Erhaltung beziehungsweise Entwicklung eines lebendigen Systems notwendig sind, andererseits aber auch solche, die nicht unentbehrlich sind; so daß man die Reize je nach dem speziellen Fall bald zu den Existenz- oder Erhaltungsbedingungen rechnen muß, bald nicht. Bezeichnen wir vorläufig in der üblichen Weise z. B. alle von den motorischen Nerven auf die Skelettmuskeln ausgeübten Wirkungen als Reize, so haben wir festzustellen, daß für diese Muskeln ein gewisses Minimum von

---

[1]) Siehe oben S. 7f., 16 und 22f.

[2]) Siehe S. 15 und 21f.

[3]) Siehe S. 7f. und 22f.

Reizen unerläßlich ist, da sie sonst degenerieren, wie es bei dauernder Unterbrechung ihrer motorischen Nervenbahnen der Fall ist. Und ähnliches trifft auch für andere Gewebe und Organe, überhaupt für andere lebendige Systeme zu. Zu den nicht unentbehrlichen Reizen gehören dagegen alle diejenigen, die entweder über das notwendige Minimum hinaus förderlich oder die indifferent oder schädlich sind[1]). Für die ökologische Bedeutung der Reize gilt also dasselbe wie für diejenige der Bedingungen im allgemeinen.

XII. Leitender Gesichtspunkt für die Wahl eines zweckmäßigen Reizbegriffes

Indem wir uns nun zur Wahl eines zweckmäßigen Reizbegriffes wenden, möchte ich zunächst den leitenden Gesichtspunkt für diese Wahl und den Ausgangspunkt, von dem aus man m. E. diese Frage angreifen muß, näher bezeichnen. Und da scheint es mir am richtigsten, ein Verfahren zu befolgen, von dem wir auch sonst in der Wissenschaft in umfassender Weise Gebrauch zu machen pflegen. Unser wissenschaftliches Erkennen, überhaupt all unser Erkennen, verläuft im allgemeinen so, daß uns zuerst bestimmte Erscheinungen auffallen und daß wir dann für diese Erscheinungen Erklärungen suchen. So führt uns also erst das Streben nach einer wissenschaftlichen Erklärung der uns vorliegenden Erscheinungen dazu, die Bedingungen zu ermitteln, unter denen die zu erklärenden Erscheinungen zustande kommen. Dementsprechend werden wir uns auch am besten in der Weise zu dem Begriff des Reizes hinleiten lassen, daß wir von den zu erklärenden Lebenserscheinungen ausgehen, diese in geeigneter Weise in Gruppen einteilen und dann zu den Erscheinungen die zugehörigen Bedingungen aufsuchen. Hierbei ergeben sich dann die „Reize" als bestimmte Bedingungen bestimmter charakteristischer Gruppen von Erscheinungen. Dieses Verfahren ist entgegengesetzt demjenigen einer „primären" Formulierung des Reizbegriffes, bei der nicht danach gefragt wird, ob dem „Reiz" auch merkliche, nachweisbare Wirkungen entsprechen und ob die etwaigen Reizwirkungen auch einigermaßen charakteristische und abgrenzbare Gruppen innerhalb der Gesamtheit der Lebenserscheinungen darstellen[2]).

---

[1]) Siehe S. 17 f.

[2]) Siehe hierüber S. 5 f.

Demnach erhebt sich die Frage: Gibt es solche Gruppen von Lebenserscheinungen, die durch gemeinsame charakteristische Eigentümlichkeiten und entsprechende Bedingungen ihres Zustandekommens derart ausgezeichnet sind, daß es zweckmäßig erscheint, diese Gruppen von Erscheinungen durch die Bezeichnung „Reizerscheinungen" oder „Reizwirkungen" und gewisse Bedingungen ihres Zustandekommens durch die Benennung „Reize" auszuzeichnen?

XIII. Die als „Reizerscheinungen" oder „Reizwirkungen" anzusprechenden Lebenserscheinungen. „Typische" und „atypische" Reizerscheinungen

Entsprechend den eben bezeichneten Gesichtspunkten wollen wir nunmehr die Gesamtheit der Erscheinungen lebendiger Systeme derart in Gruppen einteilen, daß wir eine Übersicht gewinnen über diejenigen Erscheinungen, die etwa als „Reizerscheinungen" oder „Reizwirkungen" angesprochen werden können, und diejenigen, für die dies nicht zweckmäßig wäre.

Da sind in erster Linie zwei große Gruppen zu unterscheiden, nämlich:

I. Die Erscheinungen, welche die „reizbare" (irritable) Substanz und

II. die Erscheinungen, welche die „nicht reizbaren" Bestandteile eines lebendigen Systems darbieten.

Diese begriffliche Gruppenbildung scheint mir für viele Zwecke unerläßlich, obgleich eine scharfe Trennung der beiden Kategorien von Erscheinungen nicht möglich ist. Ehe diese Frage der Abgrenzung behandelt wird, ist zunächst anzugeben, was wir unter der „reizbaren Substanz" und unter den „nicht reizbaren Teilen" eines lebendigen Systems verstehen wollen.

Die „reizbare Substanz" kann morphologisch etwa definiert werden als die Summe der folgenden Bestandteile jeder Zelle: Protoplasmatische Grundmasse (oder Zytoplasma), Zellkern resp. Zellkerne, Zentrosom, etwaige Chlorophyllkörper und Ähnliches. Mit dieser Definition ist in der üblichen Weise jeder lebenden Zelle eine gewisse „Reizbarkeit" zugeschrieben, die aber bekanntlich bei verschiedenen Zellarten sehr verschieden ausgeprägt ist, wie auch in der bekannten Unterscheidung von „aktiv-" und „passivfunktionierenden" Zellen zum Ausdruck kommt. Physiologisch

definiert umfaßt die „reizbare Substanz“ etwa die Gesamtheit derjenigen Stoffe jeder Zelle, die mindestens vorhanden sein müssen, damit wenigstens für eine kürzere Zeit[1]) alle diejenigen Prozesse vonstatten gehen können, die in den wesentlichen chemischen, physikalisch-energetischen und morphologischen Erscheinungen des Protoplasmas zum Ausdruck gelangen. Bei dieser Definition ist das Protoplasma gewissermaßen als „Indikator“ benutzt, indem sein Verhalten uns darüber Aufschluß geben soll, ob alle jene unentbehrlichen Stoffe vorhanden sind oder nicht. Welche chemischen, physikalisch-energetischen und morphologischen Erscheinungen des Protoplasmas hier mit den „wesentlichen“ gemeint sind, braucht für den vorliegenden Zweck wohl nicht weiter ausgeführt zu werden. Zu der gegebenen Definition sei noch hinzugefügt, daß nach ihr z. B. im allgemeinen[2]) auch die in der protoplasmatischen Grundmasse gelösten Nahrungsstoffe und Stoffwechselprodukte als Bestandteile der „reizbaren Substanz“ angesehen werden; denn die ersteren beteiligen sich an den Lebenserscheinungen der Assimilierung und die letzteren spielen höchstwahrscheinlich zum Teil bei gewissen Leistungen des Protoplasmas eine Rolle, wie z. B. die Milchsäure u. a. nach der bekannten Theorie bei der Muskelkontraktion u. dgl. Endlich kann man die „reizbare Substanz“ auch indirekt definieren als die Gesamtheit derjenigen Bestandteile einer Zelle, die nicht als Reserven aufgespeicherte Nahrungsstoffe, nicht Exkret- oder Sekretstoffe, nicht Plasmaprodukte und nicht gelegentlich vorkommende entbehrliche Stoffe sind.

Zu den „nicht reizbaren Teilen“ eines lebendigen Systems resp. der einzelnen Zellen gehören, wie aus dem vorigen Satze schon hervorgeht, im wesentlichen die Plasmaprodukte, die Sekrete, die Exkrete, die in den Zellen als Reserven aufgespeicherten sowie die außerhalb der Zellen befindlichen Nahrungsstoffe und endlich gelegentliche, nicht zu den Nahrungsstoffen gehörige entbehrliche Ingesta. Bezüglich der Plasmaprodukte ist zu denken an die starren Bindesubstanzen wie Knochen, Knorpel und Bindegewebe, nach Abzug der in ihnen enthaltenen Zellen und Flüssigkeiten;

---

[1]) Hierdurch soll angedeutet sein, daß die reizbare Substanz auf die Dauer der Nahrungszufuhr bedarf; siehe hierzu auch S. 38.

[2]) Im einzeln sind hier nämlich, wie sich aus dem folgenden ergibt, gewisse Einschränkungen zu machen, weshalb man in der obigen morphologischen Definition der „reizbaren Substanz“ strenggenommen auch bei der protoplasmatischen Grundmasse eine entsprechende Einschränkung vornehmen müßte.

ferner an Zellmembranen, Zellgehäuse, innere und äußere Zellskelette, Epidermoidalgebilde usw.; endlich an flüssige Plasmaprodukte, wie Blutflüssigkeit, Lymphflüssigkeit nebst Zerebrospinalflüssigkeit, Peritonealflüssigkeit usw. Von Sekreten sei nur auf die Absonderungen der Schleimhäute und auf Verdauungssäfte hingewiesen, von Exkreten auf Harn, Espirationsluft usw. Was von Nahrungsstoffen hierher gehört, sind diejenigen des Verdauungskanals, der Blut- und Lymphflüssigkeit und die nicht gelösten Nahrungsreserven der Zellen. Von gelegentlichen Ingesta kommen unbrauchbare Beimischungen zu den Nahrungsstoffen, pharmakologische Stoffe u. dgl. in Betracht, die sich sowohl innerhalb als auch außerhalb der Zellen befinden können.

Die Erscheinungen also, die diese Gruppe von Bestandteilen des lebendigen Systems darbieten, sind die Erscheinungen der „nicht reizbaren“ Bestandteile. Freilich kann man, wie schon bemerkt, keine scharfe Grenze zwischen den Bestandteilen und Erscheinungen der reizbaren Substanz und der nicht reizbaren Substanzen ziehen. Einerseits deshalb nicht, weil der Begriff der „reizbaren“ Substanz allmählich in den der „nicht reizbaren“ übergeht, so wie Nahrungsstoffe schrittweise zu Bestandteilen der reizbaren Substanz werden und Stoffwechselprodukte der verschiedensten Art ihre Zugehörigkeit zu jener auch nicht auf einmal verlieren. Andererseits aber könnten wir, selbst wenn die Merkmale der „reizbaren“ Teile ganz genau fixiert wären, nicht von allen Bestandteilen eines lebendigen Systems angeben, ob sie diese Merkmale tatsächlich besitzen oder nicht. So werden beispielsweise die Neurofibrillen von einer Gruppe von Forschern als die „Hauptträger des lebendigen Stoff- und Energiewechsels“ der Neurone angesehen, was etwa unserem Begriff der „reizbaren Substanz“ entspricht, während sie von anderer Seite im wesentlichen als Stützgebilde, also als Plasmaprodukte, aufgefaßt werden; worüber unsere derzeitige Kenntnis der tatsächlich feststellbaren Merkmale der Neurofibrillen noch keine sichere Entscheidung gestattet. Fragen dieser Art sind verwandt mit solchen der folgenden Fassung: Welche Bestandteile eines lebendigen Systems sind als „lebendig“ oder am „lebendigen Stoffwechsel“ beteiligt anzusprechen? Sollen wir schon die in die Lungen eingeatmeten Sauerstoffmoleküle „lebendig“ nennen oder erst die in die Alveolarwand eingedrungenen oder die im Blut befindlichen oder endlich die in den Stoffwechsel der Zellen eintretenden? Es dürfte müßig sein, diese Fragen zu

entscheiden, und vielmehr genügen, sich klar zu machen, daß sie aufgeworfen werden können. Die Hauptsache ist festzustellen, in welcher Weise sich die verschiedenen Stoffe und Energien eines lebendigen Systems an seinem Lebensbetrieb beteiligen und seine Erscheinungen mitbedingen. Gewaltsame begriffliche Scheidungen geben leicht die Grundlage für falsche Vorstellungen ab, wie die Begriffe des „Lebensträgers", des „Vererbungsträgers" u. dgl. deutlich zeigen, die so, wie sie gewöhnlich gemeint sind, den Tatsachen widersprechen[1]).

Trotz der nicht scharfen Grenze zwischen „reizbaren" und „nicht reizbaren" Teilen des lebendigen Systems ist die oben angedeutete Trennung der beiden für unseren Zweck doch ausreichend. Wir unterscheiden also in der angegebenen Weise „reizbare" und „nicht reizbare" Teile des lebendigen Systems und suchen diejenigen Erscheinungen, die wir als „Reizerscheinungen" oder „Reizwirkungen" bezeichnen wollen, nur bei den „reizbaren" Teilen.

Nun zeigen aber die Erscheinungen der reizbaren Substanz, die a fortiori kurz als „plasmatische[2]) Erscheinungen" oder „plasmatische Lebenserscheinungen" (d. h. Erscheinungen der protoplasmatischen Grundmasse usw.) bezeichnet seien, eine große Mannigfaltigkeit, unter der abermals eine Auswahl zu treffen ist. Man kann hier etwa die folgenden vier Untergruppen bilden:

1. Die reversibeln chemischen, physikalisch-energetischen und morphologischen Erscheinungen „ruhender", im dynamischen Stoff- und Energiegleichgewicht befindlicher reizbarer Substanzen, m. a. W. die die „stationären Lebensprozesse"[3]) zum Ausdruck bringenden Erscheinungen.

---

[1]) Siehe hierüber: P. JENSEN: Artikel „Leben" im Handwörterb. d. Naturwiss., Bd. 6, S. 68, Jena 1912; ferner „Über den chemischen Unterschied zwischen dem lebendigen und toten Organismus", Anatom. Hefte, Bd. 59, S. 623 ff., München und Wiesbaden 1921; ferner „Physiologische Bemerkungen zur Vererbungs- und Entwicklungslehre", „Die Naturwissenschaften", 7. Jahrgg., Heft 30, S. 519 ff., Berlin 1919.

[2]) Im Gegensatz zu den „nicht plasmatischen Erscheinungen" oder „nicht plasmatischen Lebenserscheinungen", die sich, meist unter Einwirkung der „reizbaren Substanz", an den „nicht reizbaren Teilen" lebendiger Systeme zeigen, wie z. B. die bei der intrazellularen Verdauung stattfindenden Änderungen eines Nahrungskörpers oder die Änderungen, welche die meisten resorbierten Fäulnisprodukte des Darmes auf dem Wege zur Niere durchmachen u. dgl. Näheres hierüber in den Lehrbüchern der chemischen Physiologie.

[3]) Siehe hierüber P. JENSEN, Artikel „Leben" im Handwörterb. d. Naturwiss., Bd. 6, S. 72 ff. Jena 1912.



2. Die reversibeln chemischen, physikalisch-energetischen und morphologischen Erscheinungen „tätiger“ reizbarer Substanzen und gewisser Modifikationen der Tätigkeit.

3. Die Erscheinungen, welche Übergänge zwischen den Gruppen 1 und 2 darstellen.

4. Die irreversibeln Erscheinungen der Entwicklung.

Von den („plasmatischen“) Erscheinungen dieser vier Untergruppen kommen diejenigen der ersten als „Reizerscheinungen“ nicht in Betracht[1]), wohl aber sind solche der drei übrigen Kategorien in verschiedenem Umfange von den meisten Autoren zu den „Reizerscheinungen“ gezählt worden. Diese drei Untergruppen müssen wir daher etwas näher betrachten.

Zur zweiten Gruppe rechne ich in erster Linie die Erscheinungen der „Tätigkeit“, wie sie in typischer Weise der tätige Muskel, die tätige Drüse, der tätige Nerv darbieten, also Zustandsänderungen der zuvor „ruhenden“, ungestört ihre „stationären Prozesse“ vollziehenden Gebilde; Änderungen, die man gewöhnlich auch meint, wenn man von „Erregung“[2]) spricht. Es sind in erster Linie die Erscheinungen, die der Ausdruck der „physiologischen Leistung“ oder „Funktion“[3]) der betreffenden reizbaren Substanz sind. Ferner zähle ich in diese Gruppe die Modifikationen der Tätigkeit, wie sie z. B. die Richtungsänderung des Wimperschlages rückwärts schwimmender Infusorien darstellt, und endlich Hemmungen tätiger oder im tonischen Zustande befindlicher Systeme. In letzterer Hinsicht sei hingewiesen auf die Hemmung eines kontrahierten oder, wie es bei den „antagonistischen Reflexen“ der Fall ist, eines im tonischen Zustande befindlichen Skelettmuskels oder die Stillegung der Wimpern eines Infusors in Ruhestellung bei der „Kontaktreaktion“[4]). Das alles sind Erscheinungen, die ich schon vor längerer Zeit als „physiologische Schwankungen der stationären Lebensprozesse“

---

[1]) Bezüglich der oben auf S. 4 unter a) und b) berührten Punkte siehe später S. 48 und 50.

[2]) Es sei schon hier bemerkt, daß ich unter „Erregung“ stets nur die „dissimilatorische Erregung“, gleichbedeutend mit „Tätigkeit“, verstehe und nicht auch eine „assimilatorische Erregung“. Näheres hierüber siehe später S. 47.

[3]) Siehe hierüber auch das oben S. 2 ff. Angeführte.

[4]) Siehe hierüber H. S. JENNINGS, Die niederen Organismen, ihre Reizphysiologie und Psychologie. Deutsche Übers. aus dem Amerikanischen von E. MANGOLD. Leipzig und Berlin 1914, S. 89

bezeichnet habe[1]); damit sollte ausgedrückt werden, daß es sich um typische Störungen des Stoffwechselgleichgewichts und um typische Modifikationen von solchen handle. Sie können im Hinblick auf die nächste Gruppe von Erscheinungen auch als „typische plasmatische Stoffwechseländerungen“ bezeichnet werden.

In der dritten Kategorie von Erscheinungen[2]), die als Zwischenstufen zwischen denen der beiden vorhergehenden bezeichnet wurden, möge eine große Anzahl verschiedenartiger Erscheinungen untergebracht werden. Die Bezeichnung „Zwischenstufen“ oder „Übergänge“ ist a fortiori gewählt. Was mit ihr gemeint ist, sei an einem Beispiel erläutert:

Stellen wir uns vor, daß wir einen isolierten Froschmuskel, etwa einen Sartorius, in RINGERschen oder sonstigen physiologischen Lösungen von verschiedenen Temperaturen zwischen 15° und 80° C verschieden lange Zeiten, und zwar je nach der Temperaturhöhe etwa 0,1 Sek. bis 10 Sek. lang erwärmen[3]) und die dabei auftretenden Kontraktionserscheinungen nach der graphischen Methode in Form von Kurven registrieren. Dann erhalten wir zunächst, wenn die einwirkende Temperatur und die Dauer ihrer Einwirkung relativ zu gering sind, gar keine nachweisbaren Kontraktionen. Erst bei einer bestimmten Grenze treten eben merkliche Erhebungen der Spitze des Schreibhebels über die Abszissenlinie ein, die um so steiler an- und absteigen — stets gleiche Umdrehungsgeschwindigkeit des Kymographiums vorausgesetzt! — je höher die Temperatursteigerung bei entsprechend kürzerer Einwirkungsdauer der erwärmten Flüssigkeit war. So kann man der Reihe nach alle Kurven der Figur 1a und b bekommen; aber auch alle Übergänge zwischen a und b und ferner Übergänge bis zu unmerklichen Wirkungen und noch viele anderen Variationen von Kontraktionskurven. Doch erhält man durch derartige Temperatureinwirkungen niemals so steil verlaufende Kurven, wie sie ein frischer Froschmnskel in den prägnantesten Formen seiner typischen Tätigkeit oder Erregung, beispielsweise

---

[1]) P. JENSEN, Artikel „Leben“, S. 72 u. 76 ff.

[2]) Siehe hierüber auch das S. 4 f. unter e) Angeführte.

[3]) Über die Methodik der Erwärmung siehe P. JENSEN, Über thermische Muskelreizung. Ztschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 9, S. 435, 1909; ferner: Weitere Untersuchungen über die thermische Muskelreizung. PFLÜGERs Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 160, S. 400, 1915.

bei der durch einen elektrischen Induktionsstrom hervorgerufenen „Zuckung" liefert (siehe Fig. 1c). Nur ein ermüdeter oder geschädigter Muskel kann unter Bedingungen, unter denen sonst „Zuckungen" der letztgenannten Art erfolgen, Kontraktionskurven schreiben, die auch in den Rahmen der durch Erwärmung hervorgerufenen passen. Aber auch dann noch bestehen selbst bei etwaiger Übereinstimmung der Kurven gewisse Unterschiede in der Stoffwechseländerung, die darin zum Ausdruck kommen, daß bei den durch Erwärmung bewirkten plasmatischen Änderungen die typische Fortpflanzung des Erregungsprozesses innerhalb der Muskelfasern fehlt[1]). Diese Formen der Muskelbewegung, die auch bei gewissen chemischen und mechanischen Einwirkungen auftreten, habe ich im Gegensatz zu den typischen „Zuckungen" als „langsame Kontraktionen" bezeichnet.

Das behandelte Beispiel lehrt, daß manche Arten von plasmatischen Stoffwechseländerungen sich zwar im großen und ganzen sowohl von den Ruheprozessen als auch von der typischen Tätigkeit abgrenzen lassen, daß aber andererseits Übergänge nicht nur zu den Ruheprozessen, sondern auch zur typischen Tätigkeit bestehen. Um trotz diesen Übergängen nach Möglichkeit eine praktische Abgrenzung zu bewerkstelligen, wird man am besten wohl etwa so verfahren: Man rechnet zu den Erscheinungen der dritten Untergruppe nur diejenigen von den genannten Stoffwechseländerungen, die eine nachweisbare, merkliche Größe erreichen, womit die Grenze gegen die „Ruheerscheinungen" gezogen ist; zur Absteckung der Grenze gegen die typische Tätigkeit ferner kann die Steilheit der Kontraktionskurve, zusammen mit der „Fortpflanzung der Erregung" u. a. dienen, und zwar ließe sich die hier recht schwierige Trennung etwa so vornehmen: zu den typischen Änderungen gehören alle durch „Fortpflanzung der Erregung" ausgezeichneten Kontraktionen und von den anderen nur diejenigen, die über ein gewisses Mittelmaß der Kontraktionsgeschwindigkeit hinausgehen. Die in dieser Weise charakterisierte dritte Untergruppe von plasmatischen Erscheinungen sei als die der „atypischen" plasmatischen Stoffwechseländerungen bezeichnet.

[1]) Siehe hierüber P. JENSEN, Über thermische Muskelreizung. Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 9, S. 466, 1909. Ferner: Weitere Untersuchungen über die thermische Muskelreizung, PFLÜGERs Archiv f. d. gesamte Physiologie, Bd. 160, S. 396 ff., 1915.

Neben den bisher besprochenen Erscheinungen dieser Untergruppe sind nun aber noch viele anderen zu den atypischen plasmatischen Stoffwechseländerungen zu rechnen. Für die Muskeln und Nerven kommen hauptsächlich in Betracht: Änderungen der Reizbarkeit, und zwar Erhöhungen und Herabsetzungen derselben, sowie Änderungen der Intensität und der Geschwindigkeit der Reizleitung. Ferner Vermehrung und Verminderung des Stoff- und Energie-Umsatzes, auch ohne daß dabei ein Wechsel von Ruhe und Tätigkeit mitwirkt, wie beispielsweise bei langsamen durch Temperaturänderungen bedingten Stoffwechseländerungen. Speziell sei auf die Erscheinungen der Narkose und sonstiger primärer[1]) Lähmungen hingewiesen, sodann auf Tonusänderungen,

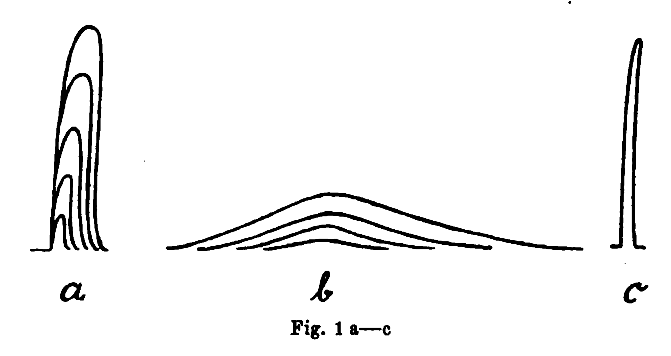


Fig. 1 a—c

Hormonwirkungen, Salzruheströme u. dgl. Zu diesen atypischen Stoffwechseländerungen der Muskeln und Nerven gesellen sich endlich noch zahlreiche analoge Erscheinungen bei den verschiedenen anderen Zellen und Geweben resp. ihren reizbaren Substanzen.

Für die atypischen plasmatischen Stoffwechseländerungen ist es im allgemeinen charakteristisch, daß sie in allen Größen[2]) von eben nachweisbaren, eben merklichen bis zu gewissen maximalen Werten, die bis an diejenigen der typischen Tätigkeiten heranreichen, auftreten können. Ferner ist es für die atypischen Änderungen bemerkenswert, daß sie im allgemeinen in einer mehr oder oder minder ausgesprochenen Proportionalität zu gewissen äußeren Bedingungen stehen, im Gegensatz zu den typischen Tätigkeiten,

[1]) Im Gegensatz zu „sekundären" Lähmungen, wie sie etwa die Ermüdung darstellt. Siehe hierüber später S. 61 ff.

[2]) Das widerspricht nicht etwa dem, was oben über die Grenzen der Geschwindigkeit der atypischen Änderungen angedeutet wurde.

bei denen häufig gerade eine besondere Disproportionalität zwischen der „Leistung“ und der „auslösenden“[1]) Bedingung besteht, was man immer als besonders charakteristisch für den quergestreiften Muskel hervorgehoben hat. Freilich zeigt sich die Disproportionalität durchaus nicht bei allen typischen Tätigkeiten, wie schon aus dem Bestehen des WEBERschen Gesetzes[2]) hervorgeht. Endlich kann der Unterschied zwischen den atypischen plasmatischen Stoffwechseländerungen und den typischen Tätigkeiten auch noch so ausgedrückt werden, daß bei den letzteren typische Störungen des Stoffwechselgleichgewichtes oder typische „physiologische Schwankungen der stationären Prozesse“ vorliegen, während es sich bei den atypischen Änderungen um sehr viel weniger ausgeprägte Gleichgewichtsstörungen oder um ein völliges Fehlen von solchen handelt.

Wie oben angeführt wurde, werden die aufgezählten Erscheinungen der dritten Untergruppe, entsprechend einem vielgebrauchten Reizbegriff, häufig zu den „Reizerscheinungen“ gerechnet[3]).

Was endlich die vierte Untergruppe von Erscheinungen, nämlich die der Entwicklung, anbetrifft, so fallen diese zum größten Teil mit den Ruhe-Erscheinungen zusammen und bestehen darin, daß die letzteren sich, meistens sehr langsam, fortschreitend ändern. Nur in einzelnen Fällen treten Entwicklungserscheinungen aus diesem Rahmen heraus, nämlich da, wo es sich um „Entwicklungs-Erregungen“ und „Wachstums-Erregungen“ handelt. Eine solche Entwicklungserregung findet z. B. bei der Befruchtung statt und bei der künstlichen Parthenogonie. Zur weiteren Erläuterung sei auch auf die Erzeugung von Geschwülsten hingewiesen, soweit diese durch Parasiten oder durch chemische, mechanische und sonstige Einwirkungen zustande kommen; besonders charakteristische Erscheinungen liefert die Bildung von „Gallen“[4]) der Pflanzen und ähnlichen Erzeugnissen bei Tieren. Endlich kann man gewisse „funktionelle Anpassungen“ und „formative Tätigkeiten“ noch hierher rechnen.

---

[1]) Siehe oben S. 31 ff.

[2]) Siehe die Lehrbücher der Psychophysik und Physiologie.

[3]) Siehe oben S. 2 ff.

[4]) Näheres hierüber bei E. KÜSTER, Artikel „Gallen“ im Handwörterb. der Naturwiss., Bd. 4, S. 440, Jena 1913.

Nach dieser ausführlicheren Behandlung der letzten drei Untergruppen von plasmatischen Erscheinungen, d. h. von Erscheinungen der reizbaren Substanzen, kommen wir jetzt zu der Frage, welche von ihnen wir als „Reiz-Erscheinungen" oder „Reizwirkungen" ansprechen sollen? Diese drei Erscheinungsgruppen, nämlich die zweite, dritte und vierte, ohne weiteres als „Reizerscheinungen" zu bezeichnen, würde wenig zweckmäßig sein, selbst wenn man die oben angegebenen Begrenzungen berücksichtigte. Aber auch wenn man es unternimmt, etwa die obige dritte und vierte Untergruppe, nämlich die atypischen plasmatischen Stoffwechseländerungen und die (plasmatischen) Entwicklungserregungen, aus dem Kreise der „Reizerscheinungen" auszuschalten, wie ich es einmal versucht habe[1]), so bewährt sich dieses Verfahren beim Gebrauche nicht. Daher möchte ich jetzt ein anderes Verfahren vorschlagen, das sich mir auch kürzlich bei der Anwendung als brauchbar erwiesen hat[2]) und das ich nach reiflicher Überlegung glaube empfehlen zu können: Man bildet zwar auf Grund der behandelten drei Untergruppen von plasmatischen Erscheinungen (nämlich der zweiten, dritten und vierten) einen weniger prägnanten allgemeinen Begriff von „Reiz-Erscheinungen" oder „Reiz-Wirkungen", spaltet diesen aber für den Gebrauch in zwei handlichere Unterbegriffe, nämlich den der „typischen" und der „atypischen" Reizerscheinungen, entsprechend den obigen Ausführungen über die typischen und atypischen plasmatischen Stoffwechseländerungen; zu den „atypischen" Reizerscheinungen kann man dann auch die Erscheinungen der „Entwicklungs-Erregungen" usw. rechnen[3]).

Als Reizerscheinungen oder Reizwirkungen im allgemeinen oder schlechthin wären demnach alle nicht zu den Ruheerscheinungen oder stationären Erscheinungen gehörenden Erscheinungen reizbarer Substanzen zu bezeichnen, nämlich alle merklichen Stoffwechseländerungen (nebst den zugehörigen physikalisch-energetischen und morphologischen Änderungen) oder

---

[1]) P. JENSEN, Artikel „Leben" im Handwörterb. d. Naturwiss., Bd. 7, S. 76ff., Jena 1912.

[2]) In einem demnächst erscheinenden Artikel über „Mechanische, thermische, chemische und osmotische Reizung der Nerven und Muskeln" in ABDERHALDENs Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden.

[3]) Für die atypischen Reizerscheinungen ergibt sich damit die Einteilung in reversible und irreversible.

chemisch-energetischen Gleichgewichtsstörungen reizbarer Substanzen, mit Ausnahme der automatischen Erregungen[1]). Die Unterbegriffe der typischen und atypischen Reizerscheinungen erhalten ferner ihren Inhalt durch das, was oben zur Charakteristik der typischen und atypischen plasmatischen Stoffwechseländerungen ausgeführt wurde[2]).

Mit diesen Definitionen von Reizerscheinungen ist dann auch die Grundlage gegeben für eine entsprechende Formulierung von Reiz-Begriffen.

XIV. „Reize" sind die „Komplementärbedingungen" für das Zustandekommen der Reizerscheinungen. Begriff des Reizes im allgemeinen, des typischen und atypischen Reizes

Somit sind wir zu der Aufgabe gelangt, aus der Gesamtheit der Bedingungen für das Zustandekommen von Reizerscheinungen oder Reizwirkungen diejenigen auszuwählen, die als „Reize" bezeichnet werden sollen. Und da ist es naheliegend, immer diejenige Bedingung, die den letzten „Anstoß", den „Anlaß" oder die „unmittelbare Veranlassung" für das Auftreten der Reizerscheinung gab, d. h. das die Erscheinung „auslösende Moment" oder nach der obigen Definition ihre Komplementärbedingung[3]) mit dem Namen „Reiz" auszuzeichnen. Demnach wäre ein „Reiz" eine solche Komplementärbedingung, die zu den Ruhebedingungen[4]) eines lebendigen Systems oder seinen Erhaltungsbedingungen für den Ruhezustand hinzukommen muß, wenn eine Reizerscheinung oder Reizwirkung resultieren soll.

Danach würden sich entsprechend den obigen Definitionen von „Reizerscheinungen im allgemeinen", „typischen" und „atypischen Reizerscheinungen" auch drei Reizbegriffe ergeben, nämlich der des „Reizes im allgemeinen", der des „typischen" und des „atypischen Reizes".

1. Reize (im allgemeinen) sind danach alle zu den Ruhebedingungen eines lebendigen Systems hinzukommenden Komplementärbedingungen für das Auftreten von „Reizerscheinungen"

[1]) Siehe hierüber unten S. 48 und 51 ff.

[2]) Siehe hierzu auch S. 40 Anm. 2.

[3]) Siehe oben S. 32.

[4]) Siehe oben S. 22 f.

(im allgemeinen), also von „merklichen plasmatischen Stoffwechseländerungen“[1]). Die Komplementärbedingung gilt solange als Reiz, bis bei ihrem Andauern, ihrer Änderung oder völligen Aufhebung wieder ein stationärer Zustand oder ein Stoffwechselgleichgewicht eingetreten ist[2]).

2. Typische Reize sind die Komplementärbedingungen für das Auftreten von „typischen Reizerscheinungen“ oder von „typischen plasmatischen Stoffwechseländerungen“, also von „typischen Tätigkeiten oder Erregungen[3]) reizbarer Substanzen“ und von den S. 40f. angedeuteten „Modifikationen“ und Hemmungen; mit anderen Worten: die Komplementärbedingungen für typische Störungen des Stoffwechselgleichgewichtes oder für Modifikationen einer schon vorhandenen Störung oder für Aufhebung der letzteren; kurz die Komplementärbedingungen für „physiologische Schwankungen der stationären Lebensprozesse“. Und da die Wirkungen der typischen Reize im allgemeinen in der Hervorrufung oder in prägnanten Änderungen der „physiologischen Leistungen“ oder „physiologischen Funktionen“ der lebendigen Systeme bestehen, so könnte man diesen Reizen auch die erläuternde Bezeichnung der „Leistungsreize“ beilegen.

3. Atypische Reize sind die Komplementärbedingungen für das Auftreten von „atypischen Reizerscheinungen“ oder „atypischen plasmatischen Stoffwechseländerungen“, also von merklichen Änderungen der Reizbarkeit, der Intensität und Geschwindigkeit der Reizleitung sowie von merklichen Änderungen des Stoffumsatzes ohne typische Gleichgewichtsstörung, wie dies bei Erhöhung und Erniedrigung der Temperatur, bei Narkose usw. der Fall ist; ferner gehören hierher die „langsamen Kontraktionen“ der Skelettmuskeln, wie sie bei thermischen, chemischen und mechanischen Einwirkungen auftreten können, gewisse Tonusänderungen quergestreifter und glatter Muskeln, Salzruheströme usw. und Entwicklungserregungen. Zu den atypischen Stoffwechseländerungen sind endlich auch, was noch besonders bemerkt sei, die als „assimilatorische Erregungen“[4]) bezeichneten Vorgänge

---

[1]) Mit dieser Bezeichnung sind entsprechend den Ausführungen auf S. 40ff. die typischen und die atypischen plasmatischen Stoffwechseländerungen zusammengefaßt.

[2]) Näheres später S. 48ff.

[3]) „Erregung“ nur im Sinne von „dissimilatorischer“ Erregung und nicht von „assimilatorischer“. Siehe hierüber oben S. 40 und unten unter: 3. Atypische Reize.

[4]) Siehe hierüber M. VERWORN, Erregung und Lähmung, S. 81, Jena 1914.

zu rechnen, die in einer Verstärkung der assimilatorischen Prozesse bestehen, wie sie durch Nahrungszufuhr und unter Umständen vielleicht auch durch Erwärmung und durch chemische, elektrische und elektromagnetische Einwirkungen hervorgerufen werden. Die hierbei beteiligten Komplementärbedingungen oder „assimilatorischen Reize“ sind demnach zu den atypischen zu zählen. Da es sich bei den atypischen Änderungen meist nicht um besonders hervortretende Vorgänge nach Art der „physiologischen Leistungen“, sondern vielmehr um weniger auffallende Änderungen der chemisch-physikalischen Beschaffenheit oder des Zustandes reizbarer Substanzen handelt, so könnte man die hier in Betracht kommenden Reize auch „Zustandsreize“ nennen.

Die oben gegebene Definition der Reize als Komplementärbedingungen scheint zunächst so restlos dem allgemeinen physiologischen Sprachgebrauch zu entsprechen, daß man meinen sollte, sie bedürfe hier keiner besonderen Betonung mehr. Bei näherer Betrachtung aber findet man, daß es sehr angebracht ist, ausdrücklich darauf hinzuweisen, daß nur Komplementärbedingungen als Reize bezeichnet werden sollten. Das geschieht nämlich durchaus nicht immer. Einerseits hat das seinen Grund in einer theoretischen Schwierigkeit, die in manchen Fällen einem strengen Sprachgebrauch hinderlich ist; andererseits aber haben wir es mit einer unnötigen Abweichung von dem sonstigen Sprachgebrauch zu tun, die wir öfters bei der Behandlung der „trophischen“, „nutritiven“, formativen“ und „funktionellen Reize“, ganz besonders aber bei der Auffassung der „Automatie“ oder der „automatischen“ oder „spontanen“ Tätigkeit oder Erregung antreffen, wofür ja auch nicht selten die Bezeichnung „automatische Reizung“ verwendet wird.

Jene gedachte theoretische Schwierigkeit knüpft sich an die Frage der zeitlichen Beziehungen zwischen Reiz und Reizwirkung. Einfach und klar ist die Sachlage da, wo die Komplementärbedingung oder der Reiz in einem genau angebbaren Augenblick einsetzt und eine genau bestimmte, relativ kurze Zeit dauert und wo ebenso die zugehörige Reizerscheinung (Reizwirkung) fast sofort dem Reize folgt und ihn auch nur relativ wenig überdauert. Nicht so glatt ergibt sich die Lösung in den Fällen, wo die Komplementärbedingungen sich über einen größeren Zeitraum erstrecken, während dessen ihre Wirkungen sich ändern können. Wenn zwar mit einer länger anhaltenden Komplementärbedingung

auch die zugehörige Änderung des lebendigen Systems im wesentlichen andauert, so wird man für sie im allgemeinen wohl auch das Prädikat „Reiz“ zulassen; ein Beispiel hierfür ist das freilich nicht unveränderliche Verharren der psychophysischen Änderungen unseres Sehorgans während der ganzen Dauer einer mäßigen Lichteinwirkung, also das Einsetzen und Verschwinden der ersteren mit der letzteren[1]). Schwieriger wird das Problem bei Beispielen der folgenden Art: Ein Wimperinfusor habe durch eine mäßige Erwärmung eine Beschleunigung seines Stoffwechsels und damit seiner Flimmerbewegung usw. erfahren. Die Temperaturerhöhung und der regere Stoffwechsel mögen Tage lang anhalten, bis dann die Temperatur wieder merklich sinkt, mit entsprechenden Stoffwechseländerungen, um nachher wieder zu steigen usw. Wollte man alle solche Temperaturänderungen ohne Unterschied der Dauer als Reize bezeichnen, so würde jede Temperatur, unter der sich ein lebendiges System befindet, stets für dieses einen Reiz darstellen; und dasselbe würde auch für andere selbst relativ konstante Einwirkungen des umgebenden Mediums gelten, wodurch man offenbar zu einer unzweckmäßig weiten Fassung des Reizbegriffes gelangte. Hier kann man sich in der schon oben angegebenen[2]) Weise helfen, indem man die hinzugekommene Bedingung nur solange als Komplementärbedingung und damit als Reiz anerkennt, als sie eine Störung des Stoffwechselgleichgewichts bewirkt oder eine solche Störung, die vor der Einwirkung des Reizes bestand, zum Verschwinden bringt; hat sich das lebendige System durch Gewinnung eines neuen Gleichgewichts vermöge der „inneren Selbststeuerung seines Stoffwechsels“[3]) der veränderten Temperatur usw. angepaßt, beziehungsweise hat die Komplementärbedingung das vor ihrer Einwirkung fehlende Stoffwechselgleichgewicht erzielt, so haben die betreffenden Einwirkungen damit ihren Charakter als Komplementärbedingungen und als Reize verloren. Bei näherem Zusehen tauchen hier freilich wieder weitere Fragen auf, die nur genannt, aber nicht weiter behandelt seien. Wie es sich mit der Störung des Stoffwechselgleichgewichts einer längere Zeit hindurch von einer konstanten Lichtquelle gereizten Netzhaut usw. verhält,

[1]) Siehe über „Adaptation“ in der physiologischen Optik.

[2]) Siehe oben S. 47.

[3]) Siehe hierüber E. HERING, Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. „Lotos“, Bd. 9, 1888. Diese berühmte Abhandlung wurde kürzlich neu gedruckt in „Fünf Reden E. HERINGs“, Leipzig 1921.

wissen wir keineswegs genau, zumal da dieses Problem durch die oszillatorischen Vorgänge, die man auch in der konstant belichteten Retina[1]) und sonst in konstant gereizten Neuronen und anderen lebendigen Systemen festgestellt hat, erheblich kompliziert wird. Und ferner sind wir auch über die Stoffwechsel-Gleichgewichtsverhältnisse eines in automatischer Tätigkeit umherschwimmenden Infusors nicht genau unterrichtet, wissen daher auch nicht, wie lange hier die „Gleichgewichtsstörung" infolge einer Temperaturänderung andauert und in welcher Wechselwirkung der allgemeine Stoffwechsel des Tierchens und der automatische Rhythmus seiner Wimperbewegung zueinander stehen. Daher müssen wir uns für den vorliegenden Zweck vorläufig mit der obigen allgemeinen Beantwortung dieser Fragen begnügen.

Bezüglich der „trophischen", „nutritiven", „formativen" und „funktionellen Reize" kann ich mich kurz fassen. Soweit solche Einwirkungen eines Teiles eines lebendigen Systems auf andere Teile dauernd in gleichmäßiger Weise stattfinden, wie gewisse Zug- und Druckwirkungen[2]) auf Knochen und auf die „mechanischen Gewebe" der Pflanzen und wie ferner die fortwährenden „trophischen" Einflüsse[3]) ruhender Neurone aufeinander und auf andere mit ihnen funktionell verbundene Zellen (Muskeln, Drüsen usw.), stellen sie keine Komplementärbedingungen dar und sollten deshalb auch nicht als Reize bezeichnet werden. Wir haben demnach innerhalb der Gesamtheit der trophischen Wirkungen zwei Gruppen zu unterscheiden: einerseits diejenigen, die auf Reizung beruhen — als Beispiel dafür diene die zeitweilig stattfindende Einwirkung typisch gereizter motorischer Neurone auf den Skelettmuskel; andererseits diejenigen, die keine Reize darstellen, wie die stetige „trophische" Einwirkung ruhender resp. im tonischen Zustande befindlicher motorischer Neurone auf denselben Muskel. Ebenso können wir ganz allgemein „funktionelle Anpassungen" unterscheiden, die durch zeitweilige Reizung bedingt sind („funktionelle Reizung"), und solche, die auf Dauereinflüssen beruhen und daher nicht zu den „Reizwirkungen" zu rechnen sind.

[1]) Siehe hierüber FR. W. FRÖHLICH, Beiträge zur allgemeinen Physiologie der Sinnesorgane. Zeitschr. f. Sinnesphysiologie, Bd. 48, S. 28, 1913.

[2]) Siehe oben S. 4.

[3]) Siehe hierüber P. JENSEN, Das Problem der „trophischen Nerven". Medizinisch-naturwissenschaftl. Archiv, Bd. II, S. 459, 1910.

Das Wesentliche dieser letzteren Überlegungen spielt auch bei dem Problem der „Automatie“ oder „automatischen Tätigkeit“ eine maßgebende Rolle. Dem sei aber ein besonderes Kapitel gewidmet.

XV. Automatische oder spontane Tätigkeit oder Erregung

Wie schon oben gesagt wurde, wird die „Automatie“ oder „automatische“ oder „spontane Tätigkeit“ oder „Erregung“, für die in der Automatie des Atemzentrums, des Herzens und der Flimmerzellen bekannte Beispiele vorliegen, häufig auch als „automatische Reizung“ bezeichnet und aufgefaßt. Das heißt: man behauptet oder nimmt an, daß die automatische Tätigkeit durch Reize hervorgerufen werde. Hierbei wird offenbar von der Vorstellung ausgegangen, daß keine Art von Tätigkeit oder Erregung, also auch nicht die automatische Tätigkeit, ohne Reize zustande kommen könne. Die wesentliche Eigentümlichkeit der Automatie und der Unterschied zwischen ihr und den anderen Erregungen wird hiernach also nicht darin gesehen, daß die Automatie oder spontane Tätigkeit ohne Reize stattfinde, was man doch aus diesen Bezeichnungen entnehmen sollte, sondern nur, daß die sie bedingenden Reize eigener Art seien, nämlich besondere innere, der Beobachtung schwer zugängliche Reize. Demzufolge hat man sich bemüht, für die verschiedenen automatischen Tätigkeiten die entsprechenden verkappten Reize aufzufinden. Im Gegensatz zu diesem Verfahren möchte ich dartun, daß sich für die echte Automatie Komplementärbedingungen nicht nachweisen lassen und daß wir zu ihrer Erklärung, soweit wir heute an eine solche denken können, der Komplementärbedingungen auch gar nicht bedürfen.

Wenn wir die echten automatischen Tätigkeiten genau charakterisieren wollen, müssen wir sie gegen eine Gruppe von Erscheinungen abgrenzen, die in ihrer Äußerungsweise zwar den automatischen Erregungen sehr ähnlich sind, sich von ihnen aber dadurch unterscheiden, daß sie augenscheinlich durch Reize ausgelöst werden; wozu aber zu bemerken ist, daß zwischen diesen beiden Gruppen von Erscheinungen gewisse Übergänge vorhanden sind. Die gedachte Ähnlichkeit zwischen den automatischen Erregungen und gewissen nicht automatischen besteht in einem bei

lebendigen Systemen häufig vorkommenden diskontinuierlichen und zwar rhythmisch intermittierenden Verlauf der Erregungen oder kurz in einer Rhythmik der Erregungen. Für solche rhythmische Erregungen können nun entweder überhaupt keine Komplementärbedingungen außerhalb der rhythmisch tätigen reizbaren Substanz vorhanden sein oder doch keine rhythmisch intermittierenden oder endlich nur solche intermittierenden Bedingungen, die einen anderen Rhythmus haben als die von ihnen beeinflußte rhythmisch tätige Substanz[1]).

Betrachten wir zunächst die Erscheinungsweise dieser rhythmischen Erregungen. Sie zeigt eine erhebliche Mannigfaltigkeit. Die aufeinander folgenden einzelnen Erregungen sind nämlich entweder relativ langdauernd oder kurzdauernd und die Pausen zwischen ihnen entweder relativ lang oder kurz. Ferner können die aufeinander folgenden einzelnen Erregungen gleich- oder ungleichgroß sein und im letzteren Falle entweder ziemlich regelmäßig an Größe zu- oder abnehmen oder auch ein weniger regelmäßiges Verhalten zeigen. Endlich finden wir neben den am häufigsten beobachteten einfachen Rhythmen auch zweifache, die darin bestehen, daß je bestimmte Mengen sehr rasch aufeinander folgender ganz kurz dauernder Erregungen sich zu einzelnen, durch etwas längere Pausen voneinander getrennten Serien rhythmisch aneinanderreihen, wofür das Verhalten des Atemzentrums ein bekanntes Beispiel ist; man kann in diesem Falle auch sagen, daß jede, einem Atemzug entsprechende, beim Kaninchen z. B. durchschnittlich etwa 55 mal in jeder Minute in rhythmischer Folge auftretende Erregung des Atemzentrums selbst wieder oszillierenden, intermittierenden, diskontinuierlichen Charakter hat, indem sie sich je aus einer rhythmisch gegliederten Reihe von gewöhnlich etwa 60 einzelnen raschen Erregungsstößen zusammensetzt (s. das vereinfachte Schema der Fig. 2)[2]).

Innerhalb der Mannigfaltigkeit dieser rhythmischen Erscheinungen seien, entsprechend dem obigen Hinweis, diejenigen, an deren Zustandekommen keine Komplementärbedingungen[3])

---

[1]) Dagegen ist bei denjenigen rhythmischen Tätigkeiten, die durch rhythmische Reize der gleichen Frequenz ausgelöst werden, wie etwa eine rhythmische Folge von Muskelzuckungen, die durch eine entsprechende Reihe von elektrischen Reizen bewirkt wird, jene Eigentümlichkeit nicht mehr vorhanden.

[2]) Näheres hierüber siehe in den Lehrbüchern der Physiologie.

[3]) Also auch keine Reize im Sinne der hier empfohlenen Definition.

beteiligt sind, als „echte automatische Erregungen“ oder schlechthin als automatische oder spontane Erregungen bezeichnet. Demgegenüber wird allerdings, wie schon erwähnt, von manchen Forschern behauptet, daß es eine solche (echte) Automatie gar nicht gebe, daß vielmehr alle automatischen Erregungen durch Reize mitbedingt seien, also stets nur eine scheinbare Automatie oder Spontaneität vorliege. Solche Behauptungen entspringen aber nicht etwa dem Nachweis der angenommenen Reize, sondern nur der Meinung, daß sich auf diesem Wege am ehesten eine Erklärung für das Zustandekommen der Automatie gewinnen lasse. So stellt

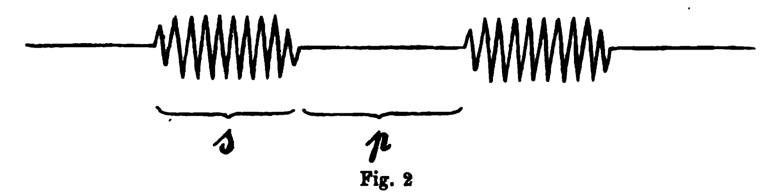


Fig. 2

Schematisch vereinfachte Wiedergabe eines mittels Seitengalvanometers aufgenommenen Elektrogramms der rhythmischen, ossillierenden Aktionsströme des Nervus phrenicus, welche die auf den letzteren fortgebildete automatisch-rhythmische Erregung des Atemzentrums zum Ausdruck bringen. Jede Zacke der Kurve entspricht einer Erregungs-Oszillation; doch sind zur Vereinfachung statt 60 sehr spitzer Zacken nur 10 weniger spitze gezeichnet. In Wirklichkeit dauert 1 Serie (*s*) von Oszillationen beim Kaninchen etwa 0,5 Sekunden; sie umfaßt etwa 60 Oszillationen, jede Oszillation dauert demnach etwas weniger 0,01 Sek.; die Pause (*p*) zwischen zwei Oszillations-Serien beträgt etwa 0,6 Sek.

sich Fr. W. Fröhlich vor, daß die rhythmisch tätigen Zellen durch äußere Reize gewissermaßen aufgeladen werden, um sich dann rhythmisch zu entladen und so zu rhythmischen „automatischen“ Erregungen zu führen[1]). Ferner sei noch die von vielen Physiologen geteilte und z. B. von R. Tigerstedt[2]) kurz formulierte Ansicht erwähnt, die dahin geht, daß es ganz allgemein die von einem lebendigen System gebildeten Stoffwechselprodukte seien, die den „automatisch erregenden“ Reiz abgeben, so wie die Kohlensäure die automatische Tätigkeit des Atemzentrums „hervorrufe“. Daraus leitet sich die Konsequenz ab, daß die automatisch tätigen einzelligen lebendigen Systeme, wie z. B. die Infusorien mit ihrer

---

[1]) Fr. W. Fröhlich, Über die rhythmische Natur der Lebensvorgänge. Sammelreferat. Ztschr. f. allgem. Physiol., Bd. 13, S. 38 des ref. Teiles, 1911.

[2]) R. Tigerstedt, Lehrbuch der Physiologie des Menschen, 9. Aufl., Bd. I, S. 75 f., Leipzig 1919.

automatischen Flimmerbewegung, sich selbst durch ihre eigenen Stoffwechselprodukte reizen.

Der kritischen Beurteilung dieser Auffassungen sei zunächst die Bemerkung vorausgeschickt, daß, wie nachher gezeigt werden soll, es ohne die Zuhilfenahme derartiger hypothetischer Reize zum mindesten ebenso gut gelingt, sich das Zustandekommen der automatischen Rhythmik verständlich zu machen, wie unter Voraussetzung von solchen[1]. Wenn man also nur deshalb Reize annahm, weil man glaubte, so allein eine Erklärungsmöglichkeit zu bekommen, dann fällt dieser Grund fort. Sodann ist der Theorie von FRÖHLICH entgegenzuhalten, daß bei der (echten) Automatie der Nachweis einer Wirkung von Reizen bisher nicht gelungen ist, wie durch eine kurze Analyse der Bedingungen für das Zustandekommen der Automatie des Atemzentrums, des Herzens und der Flimmerbewegung der Infusorien gezeigt werden soll. Dabei wird auch zu der nach TIGERSTEDT zitierten Auffassung Stellung genommen werden, wobei wir sehen werden, daß zwar in manchen Fällen eine Mitwirkung von Stoffwechselprodukten bei der Entstehung der automatischen Erregung nicht zu leugnen ist, daß aber einer Charakterisierung derselben als Reize, zumal im Sinne von Komplementärbedingungen, und überhaupt einer Verallgemeinerung der Ansicht von der notwendigen Beteiligung der Stoffwechselprodukte am Zustandekommen der Automatie nicht zugestimmt werden kann.

Wir beginnen mit der Betrachtung der Automatie des Atemzentrums. Es kann als feststehend gelten, daß dieses Zentrum seine automatisch-rhythmische Tätigkeit dann ausübt, wenn es von einem Blute von normaler durchschnittlicher Zusammensetzung[2] und Temperatur durchspült wird, und zwar auch ohne daß es von anderen Teilen des Nervensystems Reize zugeleitet erhält[3]. Von Komplementärbedingungen ist in diesem Zusammenhang nichts festzustellen. Trotzdem glauben diejenigen Forscher, die für die Erklärung der Automatie der Reize bedürfen, solche ausfindig machen zu müssen und zu können. FRÖHLICH meint, daß sie normalerweise von anderen, erregten, Teilen des Nervensystems geliefert würden und daß in den Fällen, wo derartige Reize durch

---

[1]) Siehe unten S. 56ff.

[2]) Das bedeutet also auch einen bestimmten Gehalt an Kohlensäure und Sauerstoff.

[3]) Siehe hierüber H. WINTERSTEIN, Die automatische Tätigkeit der Atemzentren. PFLÜGERs Archiv f. d. gesamte Physiol., Bd. 138, S. 159, 1911.

operative Eingriffe unmöglich gemacht seien[1]), von den Wundflächen herkommende Erregungen dafür eintreten können[2]). Das ist aber eine wenig einleuchtende Annahme, die ebenso unbegründet ist wie diese ganze Theorie der Automatie. Die nach TIGERSTEDT angeführte zweite Auffassung ist zwar von Hypothesen der eben kritisierten Art frei, sieht aber die Automatie des Atemzentrums ebenfalls als „Reizwirkung" an und erblickt, entsprechend den neueren Feststellungen[3]), den „automatisch erregenden Reiz" in einem bestimmten, nämlich dem normalen Gehalt des Blutes an Kohlensäure, bei einem bestimmten Sauerstoffgehalt. Hiermit ist also nicht eine Komplementärbedingung, sondern eine dauernd vorhandene, relativ konstante Bedingung für das Zustandekommen der Erregung als „Reiz" bezeichnet. Diese Bezeichnungsweise ist aber zu verwerfen; denn sie steht einerseits im Widerspruch mit all den Reizdefinitionen, die den Reiz in Veränderungen der äußeren Bedingungen sehen[4]), worauf auch in der hier empfohlenen Definition des Reizes als Komplementärbedingung Rücksicht genommen ist, und andererseits würde die Einreihung derartiger relativ konstanter Bedingungen in den Reizbegriff eine Abgrenzung des letzteren gegen die übrigen Bedingungen unmöglich machen[5]). Aber selbst wenn wir einmal versuchsweise diesen prinzipiellen Widerstand aufgeben und zulassen wollten, daß auch solche relativ konstante Bedingungen als „Reize" angesprochen werden könnten, so würde mit kaum weniger Recht als die Kohlensäure (nebst Sauerstoff) auch die Temperatur des Blutes, von der die Tätigkeit des Atemzentrums ebenfalls sehr empfindlich abhängt, den Namen „Reiz" beanspruchen. Ja, schließlich könnten auch andere Eigenschaften und Bestandteile des Blutes und der Gewebsflüssigkeit diesen Anspruch erheben. Denn selbst wenn man gelten läßt, daß der Kohlensäure-Gehalt eine besonders

[1]) Dies ist in weitgehendem Maße durch WINTERSTEIN, a. a. O., geschehen.

[2]) Siehe FRÖHLICH, a. a. O., S. 47.

[3]) Siehe hierüber H. WINTERSTEIN, Die Regulierung der Atmung durch das Blut. PFLÜGERs Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 138, S. 167, 1911. Ferner E. LAQUEUR und A. VERZÁR, Über die spezifische Wirkung der Kohlensäure auf das Atemzentrum. PFLÜGERs Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 143, S. 395, 1911.

[4]) So definiert z. B. PÜTTER, wie oben S. 2 berichtet wurde, den „Reiz" als „Veränderung"; gleichwohl bezeichnet er in seiner „Vergleichenden Physiologie" (Jena 1911) S. 547 den im wesentlichen konstanten Kohlensäure-Gehalt des Blutes auch als „Reiz" und daher die Automatie des Atemzentrums als „scheinbare".

[5]) Siehe hierüber auch S. 5 und 42 ff.

charakteristische und auffallende Bedingung für das Zustandekommen der Automatie des Atemzentrums ist, so ist diese doch nicht derart von den übrigen relativ konstanten Bedingungen verschieden, daß ihre Auszeichnung durch den Namen „Reiz" gerechtfertigt wäre — ganz abgesehen davon, daß ihr als Nicht-Komplementärbedingung dieser Name nicht zugebilligt werden kann[1]). Vielmehr gehört sie, so wie die normale Temperatur des Blutes und seine sonstigen physikalischen und chemischen Eigenschaften schlechthin zu den Bedingungen für die automatische Erregung des Atemzentrums. Erst wenn etwa merkliche Erhöhungen des Kohlensäuregehaltes oder der Temperatur usw. des Blutes eintreten und Dyspnoe verursachen, dann erhalten wir Komplementärbedingungen, also Reize, womit jetzt die automatische Tätigkeit in eine durch Reize mitbedingte übergeführt wird.

Man könnte nun aber vielleicht meinen, daß man, selbst von dem hier eingenommenen Standpunkt aus, bei tieferem Eindringen in den Mechanismus der Automatie doch noch irgendwie auf „Reize" stoßen würde. Denn irgendetwas müsse doch den rhythmischen Wechsel von Ruhe und Tätigkeit auch bei einem automatischen Verhalten „bewirken". Darauf sei in einigen kurzen Andeutungen erwidert.

Im Anschluß an die Anschauungen der Physiologen HERMANN[2]), PFLÜGER[3]), HERING[4]), VERWORN[5]) u. a. kann man sich vorstellen, daß in den mit Automatie begabten reizbaren Substanzen der bei der Erregung eine besondere Rolle spielende „labile Komplex"[6]) unter den normalen Ruhebedingungen nach einer be-

[1]) Dieses Urteil ist auch über eine Stellungnahme wie die von BETHE zu fällen, wonach neben nervösen Einflüssen der „kontinuierliche Reiz des venösen Blutes" auf die Atemzentren einwirke (A. BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903, S. 399).

[2]) L. HERMANN, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, ausgehend vom Gaswechsel derselben. Berlin 1867.

[3]) E. PFLÜGER, Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. PFLÜGERs Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 10, S. 251, 1875.

[4]) E. HERING, Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. „Lotos", Bd. 9, 1888.

[5]) M. VERWORN, Die Biogenhypothese. Eine kritisch-experimentelle Studie über die Vorgänge in der lebendigen Substanz. Jena 1903. Ferner u. a. Erregung und Lähmung. Jena 1914.

[6]) P. JENSEN, Über den chemischen Unterschied zwischen dem lebendigen und toten Organismus. Anatomische Hefte, Bd. 59, S. 623, 1921. Auch im Buchhandel, München und Wiesbaden 1921.

stimmten Zeit stets ohne weiteres einen so hohen Grad von chemischer Labilität d. h. „Reizbarkeit" gewinnt, daß er sich nun von selbst[1]) umsetzt und so zur Erregung oder Tätigkeit führt. Damit ist zunächst ganz allgemein, ohne Rücksicht auf das Zustandekommen der Rhythmik, angedeutet, wie eine (echte) automatische Erregung entstehen kann[2]). Hier ist aber von Komplementärbedingungen oder Reizen nirgends etwas zu erkennen; denn die unter konstanten Ruhebedingungen von selbst sich entwickelnde Erhöhung der Reizbarkeit, also eine Änderung der reizbaren Substanz selbst, wird doch wohl niemand als einen „Reiz" für eben diese Substanz ansehen wollen. Selbstverständlich darf man diesen Sachverhalt nicht verwechseln mit dem Fall, daß ein irgendwie in Erregung versetzter Teil einer reizbaren Substanz als Reiz (Leitungsreiz) auf seine Nachbarschaft wirkt. Der rhythmische Wechsel von Ruhe und Erregung bei der Automatie ergibt sich dann ferner daraus, daß auf jede automatische Erregung, sowie überhaupt auf jede Erregung, ein Refraktärstadium[3]) folgt, nach dessen Ablauf erst wieder eine neue automatische Erregung möglich ist.

Im wesentlichen ähnlich liegen die Verhältnisse auch dann, wenn man sich statt der oben zugrunde gelegten, aber von manchen Seiten angefochtenen Lebenstheorie auf den freilich nicht minder hypothetischen Boden der Enzymtheorie[4]) der Lebensprozesse stellt. Nach dieser Theorie hätte man etwa anzunehmen, daß die hypothetischen „Erregungsenzyme" durch ihre abwechselnde Aktivierung und Paralysierung die rhythmische Aufeinanderfolge von automatischer Erregung und Ruhe bedingten. Wodurch aber soll dieser Wechsel von Aktivierung und Paralysierung bewirkt werden? Wenn hierauf auch keine Antwort zu finden ist[5]), so läßt sich doch

---

[1]) Im Grunde besteht wohl auch die Wirkung vieler Reize hauptsächlich darin, daß sie die Erregbarkeit so stark erhöhen, daß Erregung erfolgt; siehe hierüber P. JENSEN, Weitere Untersuchungen über die thermische Muskelreizung. PFLÜGERs Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 160, S. 399f., 1915.

[2]) Auf eine ins einzelne gehende Schilderung eines solchen Mechanismus muß hier verzichtet werden. Näheres ergibt sich aus der angeführten Literatur.

[3]) Über das Refraktärstadium findet man Näheres bei M. VERWORN, Erregung und Lähmung, S. 149ff. Jena 1914.

[4]) Siehe über diese P. JENSEN, Über den chemischen Unterschied zwischen dem lebendigen und toten Organismus. Anatomische Hefte. Bd. 59, S. 623, 1921.

[5]) Beiläufig gesagt, bereitet die Erklärung der Automatie der Enzymtheorie des Lebens ganz besondere Schwierigkeiten.

soviel sagen, daß Stoffe, die nach dieser Lebenstheorie die fundamentale Rolle der Aktivierung usw. der Lebensenzyme spielen, nur als integrierende Bestandteile der reizbaren Substanz angesehen werden können; womit also gesagt ist, daß die letztere von selbst, d. h. echt automatisch, in Erregung gerät, analog der Art und Weise, die oben[1]) für die andere Lebenstheorie charakterisiert wurde.

Doch sollen diese schwierigen Probleme hier nicht weiter erörtert werden. Mir kam es bei den vorstehenden Andeutungen nur darauf an, zu zeigen, daß man auch bei tieferem Eindringen in den Mechanismus der Automatie nirgends etwas von „Reizen" zu entdecken vermag.

Analoges wie für das Atemzentrum gilt auch für die automatisch-rhythmische Tätigkeit des Herzens. Auch hier treffen wir die beiden von FRÖHLICH und TIGERSTEDT charakterisierten Auffassungen an. Da beide keine bestimmte Entscheidung zwischen den sich gegenüberstehenden Theorien vom myogenen und neurogenen Ursprung der Automatie voraussetzen, so braucht hinsichtlich der beiden letztgenannten Theorien hier kein Unterschied gemacht zu werden. FRÖHLICH[2]) behauptet auch für das Herz die Gültigkeit seiner Auffassung, ohne indessen, soviel ich sehe, anzugeben, wo etwa bei einem ausgeschnittenen, völlig isolierten, noch lange Zeit schlagenden Froschherzen die Quelle der Reize sich befinde, aus der das Herz für seine automatisch-rhythmischen „Entladungen" immer von neuem „aufgeladen" werde. Von einer solchen Reizquelle im Sinne FRÖHLICHs ist in der Tat nichts festzustellen. Was die zweite jener Auffassungen betrifft, so hat man sich seit langer Zeit bemüht, unter den Bestandteilen der Gewebsflüssigkeit und des Blutes diejenigen ausfindig zu machen, denen man die Rolle von „Reizen" zuerkennen könnte. Einerseits hat man ganz allgemein Stoffwechselprodukten diese Funktion übertragen; so soll z. B. für das Herz der Selachier, das nur bei Speisung mit einem Blut oder einer Nährlösung schlägt, die etwa 2 % Harnstoff enthält, eben dieser Harnstoff den gesuchten „Reiz" darstellen[3]). Als „automatische Reize" für das Frosch- und

---

[1]) Siehe oben S. 56f.

[2]) a. a. O., S. 47.

[3]) Siehe R. TIGERSTEDT, Lehrbuch der Physiologie des Menschen, 9. Aufl., Bd. I, S. 75, Leipzig 1919.

Säugerherz sind von verschiedenen Autoren ganz verschiedene Bestandteile der Nährflüssigkeiten angesehen worden; bald sollten es die Na-Ionen sein, bald die Ca-Ionen, bald gewisse Anionen wie z. B. CO_3-Ionen[1]. Die Beweisführungen für alle diese Annahmen gründen sich darauf, daß durch Hinzufügung der genannten Stoffe, wie Harnstoff, Na-Ionen, Ca-Ionen, CO_3-Ionen zu den Nährlösungen des Herzens dieses erst zum Schlagen gebracht wurde[2]. Mit nicht viel weniger Recht könnte man aber auch die Temperatur der Nährlösung, in vielen Fällen den Sauerstoff und überhaupt alles, was zu den unerläßlichen relativ konstanten Bedingungen für das Zustandekommen der Herzautomatie gehört, als „automatischen Reiz" bezeichnen. Das ist eine unhaltbare Situation, aus der wir uns nur dadurch befreien können, daß wir überall da, wo keine Komplementärbedingungen festzustellen sind, das unfruchtbare Suchen nach „Reizen" aufgeben und nur die Gesamtheit der Bedingungen schlechthin ermitteln, unter denen eine Tätigkeit des Herzens stattfindet. Mit „Reizen" haben wir es erst dann zu tun, wenn zu den relativ konstanten Bedingungen, unter denen sich ein Herz befindet, eine Komplementärbedingung hinzukommt; ein solcher Reiz könnte entweder ein schon automatisch tätiges Herz treffen und seine Erregung nun modifizieren oder hemmen[3] oder er könnte auf ein aus irgendwelchen Gründen nicht mehr automatisch schlagendes, aber doch noch bedingt schlagfähiges Herz einwirken und dieses so in Tätigkeit setzen[4].

Eine Frage, die beim Übergang eines derartigen Reizes in eine dauernde relativ konstante Bedingung auftritt, sei noch kurz beantwortet. Hier dürfen wir entsprechend dem früher Aus-

---

[1]) Siehe hierüber R. TIGERSTEDT, Die chemischen Bedingungen für die Entstehung des Herzschlages. Ergebnisse der Physiologie, Bd. 12, S. 269, 1912.

[2]) Da die angeführten Tatsachen vielleicht alle richtig sind, so wird durch das unnötige Suchen nach dem „Reiz" eine sachliche Differenz vorgetäuscht, die vielleicht gar nicht besteht.

[3]) Im einen Fall könnte es sich um Verstärkung und Beschleunigung der Herzschläge, wie etwa bei Reizung des Nervus accelerans u. dgl., handeln, im anderen um Hemmung durch Vagusreizung u. dgl.

[4]) Hier hat man einerseits daran zu denken, daß ein Herz, daß nach Ausschaltung des Venensinus unter Umständen seine automatische Tätigkeit einstellt, durch mechanische, elektrische und chemische Reize zum Schlagen gebracht werden kann; andererseits ist an die Wirkung des Fehlens und der Hinzufügung von Na-Ionen, Ca-Ionen u. dgl. zu denken (s. oben).

geführten[1]) sagen, daß eine Bedingung dann aufhört, ein Reiz für das Herz zu sein, wenn dieses unter ihrem Einfluß in einen neuen relativen Gleichgewichtszustand übergegangen ist. Unter einem solchen kann z. B. der dauernde Zustand der automatisch-rhythmischen Tätigkeit verstanden werden, in den ein zuvor nicht schlagendes Herz übergeführt wird, wenn zu seinen für die Erzielung seiner Tätigkeit nicht ausreichenden Bedingungen die hierfür noch erforderlichen, wie etwa Na-Ionen oder Ca-Ionen oder Sauerstoff oder eine geeignete Temperatur, hinzugefügt werden. Derartige hinzukommende Bedingungen sind zunächst, nämlich während des Überganges des ruhenden Herzens in ein rhythmisch schlagendes, als Komplementärbedingungen, also Reize, anzusprechen; nachher aber als Automatiebedingungen schlechthin. Dieselben Überlegungen kann man auch für das Atemzentrum und die Bedingungen seiner Tätigkeit anstellen.

Was endlich die automatisch-rhythmische Tätigkeit der Flimmerhaare, etwa eines Infusors, anbetrifft, so werden hier die Schwierigkeiten derjenigen Autoren, die bei der Erklärung der Automatie nicht ohne „Reize" glauben auskommen zu können, besonders groß. FRÖHLICH macht auch gar keinen Versuch, seine Theorie hier anzuwenden. Nach der anderen mit „Reizen" argumentierenden Auffassung würden diese unter den eigenen Stoffwechselprodukten der Infusorienzelle zu suchen sein[2]). Denn da die Infusorien in den verschiedensten homogenen Salzlösungen von bestimmten osmotischen Drucken ihre automatische Wimpertätigkeit auszuüben vermögen, so wird hier wohl niemand an ein Vorhandensein „äußerer Reize" denken wollen. Wenn also wirklich Reize vorhanden wären, so könnten es nur „innere" sein, wie es eben die Theorie von den Stoffwechselprodukten annimmt. Gegen diese Theorie müßte aber auch dann Einspruch erhoben werden, wenn sich feststellen ließe, daß Stoffwechselprodukte des Infusors tatsächlich zu den Bedingungen für die automatische Flimmerbewegung gehörten, was sehr wohl zutreffen könnte. Denn diese Produkte müßten doch fortwährend im Protoplasma des Infusors entstehen und immer in ziemlich konstanter Konzentration vorhanden sein, wären also keine Komplementärbedingungen

---

[1]) Siehe oben S. 47 ff.

[2]) Siehe oben S. 54.

und also nach der hier empfohlenen Definition keine „Reize“, sondern in diesem Falle nur schlechthin eine Bedingung für das Zustandekommen der automatisch-rhythmischen Flimmerbewegung.

XVI. Direkte und indirekte, primäre, sekundäre und tertiäre Reizwirkungen. Innere und äußere Reize; spezifische oder adäquate und allgemeine oder inadäquate Reize; natürliche und künstliche Reize

Einer gewissen Vollständigkeit halber müssen die Begriffe der direkten und indirekten sowie der primären, sekundären und tertiären Reizwirkungen und ferner die Begriffe des inneren und äußeren, des spezifischen oder adäquaten und des allgemeinen oder inadäquaten und endlich des natürlichen und künstlichen Reizes noch definiert werden. Für die meisten dieser Begriffe hat sich bis jetzt kein fester Sprachgebrauch entwickelt. Wohl gibt es auch außer den genannten noch zahlreiche speziellere Reizbegriffe, von denen einige früher schon gestreift wurden. Doch müssen wir uns hier im wesentlichen auf die allgemeineren und häufiger gebrauchten beschränken.

Der vielbenutzten Bezeichnung „direkte“ und „indirekte Muskelreizung“ liegen zwar bestimmte Begriffe der direkten und indirekten Reizwirkung zugrunde, aber die Eindeutigkeit dieser Bezeichnungsweise wird dadurch in Frage gestellt, daß nicht selten die Worte „indirekt“ und „sekundär“ in nahverwandtem oder gleichem Sinne gebraucht werden. Schon die bekannte Bezeichnung der „sekundären Zuckung“[1]) paßt nicht recht für einen Vorgang, bei dem die Reizung von einem Nervmuskelpräparat auf ein zweites übertragen[2]) wird, ein Vorgang, der dem der Fortleitung der Reizung von einem motorischen Nerven zum zugehörigen Muskel, also einer indirekten Reizung oder Reizwirkung, begrifflich nahe

[1]) Dieser Name ist aber so eingebürgert, daß eine Änderung desselben nicht empfohlen werden könnte.

[2]) Ausdrücklich spreche ich von „übertragen“, um anzudeuten, daß hier nicht der Erregungsprozeß von dem einen Präparat auf das andere „fortgeleitet“ wird, sondern daß der elektrische Aktionsstrom des ersten Präparates das zweite reizt. Siehe hierüber die Lehrbücher der Physiologie.

steht. Vor allem aber wird die Bezeichnung „sekundäre Reizung oder Reizwirkung" auch für denselben Vorgang verwendet, der sonst „indirekte Reizung" heißt, nämlich für die Reizung eines Nervenabschnittes durch einen kurz vorher gereizten benachbarten und für die „indirekte" Reizung eines Muskels durch seinen „direkt" gereizten motorischen Nerven. Einem derartigen Sprachgebrauch folgend rechnet VERWORN[1]) die Erregungsleitung ganz allgemein zu den „sekundären" Reizwirkungen, und zwar zusammen mit Ermüdung, Erholung, metamorphotischen Änderungen u. a.

Mir scheint es demgegenüber zweckmäßiger, die angedeuteten verschiedenartigen Reizwirkungen in zwei begrifflich gut abgrenzbare Gruppen zu verteilen und so einerseits direkte und indirekte, andererseits primäre, sekundäre und tertiäre Reizwirkungen streng zu unterscheiden; nämlich je nachdem, ob sich an verschiedenen Punkten eines lebendigen Kontinuums der Reihe nach dieselbe[2]) Reizwirkung, z. B. eine Erregung, entwickelt oder ob sich an demselben Punkte des Systems der Reihe nach verschiedene Reizwirkungen abspielen. Im Sinne von direktem und indirektem Reiz kann man auch die anschaulichen Bezeichnungen „Ursprungsreiz" und „Leitungsreiz"[3]) verwenden.

Eine direkte Reizwirkung läge demnach an der Stelle einer reizbaren Substanz vor, wo ein Reiz in diese eintritt. Wenn z. B. ein Nerv durch einen Stoß gereizt wird, so ist die gestoßene Stelle die direkt gereizte; dasselbe gilt für die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut, die vom Licht getroffen werden usw. Wird aber eine direkt gereizte Nervenstelle selbst zum Reiz für eine benachbarte und ein erregter motorischer Nerv zum Reiz für seinen Muskel, so sind alle auf diese Weise zustande kommenden Reizwirkungen indirekte, ebenso wie die von einem gereizten Stäbchen oder Zapfen auf die ganze angeschlossene Neuronenkette ausgeübte Reizwirkung. In einem weiteren Sinne lassen sich schließlich auch die von einer gereizten reizbaren Substanz an nicht reizbaren Teilen eines lebendigen Systems bewirkten Vorgänge als „indirekte Reizwirkungen" auffassen, wie z. B. die Bewegung von Knochen durch die an ihnen angreifenden Muskeln.

---

[1]) M. VERWORN, Erregung und Lähmung, S. 76. Jena 1914.

[2]) Genauer ausgedrückt: Die im wesentlichen gleiche Reizwirkung.

[3]) Siehe E. H. HERING, Über die vermeintliche Existenz „bathmotroper" Herznerven. PFLÜGERs Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 92, S. 392, 1902.

Als primäre Reizwirkung ferner sei die erste Phase des stets mehrphasigen Prozesses bezeichnet, der sich an jeder direkt und indirekt gereizten Stelle einer reizbaren Substanz entwickelt. Diese primäre Wirkung wird bei Erregungen[1]) durch die von E. HERING[2]) so genannte allonome absteigende Änderung dargestellt, die beispielsweise beim Skelettmuskel hauptsächlich in der Kontraktionsphase seiner Bewegung zum Ausdruck kommt. Was sich an jeder gereizten Stelle nun weiter an Wirkungen entfaltet, stellt die sekundären resp. tertiären Reizwirkungen dar. Zu den sekundären Erscheinungen kann man etwa rechnen das im Gefolge jeder überwiegenden Dissimilierung auftretende Refraktärstadium, ferner die an die absteigende Änderung sich anschließende autonome aufsteigende Änderung, die sich beim Muskel hauptsächlich als Expansions-Phase äußert[3]), und dann vielleicht noch die Erscheinungen der Ermüdung und Erholung. Die beiden letzteren könnte man aber auch schon als tertiäre Reizwirkungen ansprechen. Unter diesem Begriff endlich wird man am besten vor allem gewisse im Laufe längerer Zeit sich ausbildende Reizwirkungen zusammenfassen, wie die Erhöhung der Leistungsfähigkeit, als Folge der in geeigneter wiederholter Reizung bestehenden „Übung", ferner die Herabsetzung der Leistungsfähigkeit und die Entwicklung von degenerativen und metamorphotischen Prozessen als Folgen schädigender Reizungen.

Was die Definition von „innerem" und „äußerem" Reiz anbetrifft, so wird man wohl am besten jeden außerhalb der reizbaren Substanz einer Zelle entspringenden Reiz als „äußeren" Reiz für diese Zelle ansprechen, jeden innerhalb der reizbaren Substanz entstehenden als „inneren". Danach gehören Reize, die von einer Zelle eines vielzelligen Organismus auf eine andere Zelle desselben Vielzellers ausgeübt werden, für die letztgenannte Zelle zu den „äußeren" Reizen. Andererseits stellen solche Reize für den zugehörigen ganzen vielzelligen Organismus „innere"

---

[1]) Die leicht durchführbare Anwendung dieser Überlegungen auf Hemmungen und andere Reizwirkungen mag hier unterbleiben.

[2]) E. HERING, Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. „Lotos", Bd. 9, 1888.

[3]) Siehe hierüber P. JENSEN, Zur Analyse der Muskelkontraktion. PFLÜGERs Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 86, S. 47, 1901.

Reize dar[1]). Die am häufigsten in lebendigen Systemen vorkommenden inneren Reize sind die „Leitungsreize“[2]).

In der Physiologie ist häufig von adäquaten oder spezifischen Reizen die Rede, denen die inadäquaten oder allgemeinen Reize gegenüber gestellt werden. Ausdrückliche Definitionen werden meistens nicht gegeben, weshalb hier ein paar Worte über diese Begriffe Platz finden mögen. Am besten benutzt man wohl die Bezeichnung „adäquate oder spezifische Reize“ entsprechend dem Sprachgebrauch nur für Sinnesorgane[3]) und definiert sie als diejenigen Reize, die in selektiver Weise auf Sinneszellen wirken, wie das Licht auf die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut, die Schallschwingungen auf die Hörzellen usw. Doch ist zur genaueren Charakterisierung dieses Begriffes noch einiges hinzuzufügen. Die verschiedenen Arten von Sinneszellen sind in ihrer Organisation derart an die ihnen adäquaten Reize angepaßt, daß sie „normalerweise“ nur von ihnen in Tätigkeit versetzt werden, und dies schon bei besonders geringen Intensitäten der Einwirkung; ein Umstand, dem wir es verdanken, daß wir im allgemeinen die „Reizquellen“ oder „physischen Gegebenheiten“ so wahrnehmen, wie sie „in Wirklichkeit“ sind, was nicht mehr der Fall wäre, wenn z. B. unsere Sehzellen auch durch Schall und unsere Hörzellen auch durch Licht gereizt würden. Ferner ist zur Charakteristik der spezifischen Reize zu erwähnen, daß eine Einwirkung, die für eine bestimmte reizbare Substanz einen spezifischen Reiz darstellt, gleichwohl, zumal bei größerer Intensität, für eine Reihe anderer reizbaren Substanzen auch ein allgemeiner Reiz sein kann — also auch hier gibt es keine scharfe Grenze. Der mechanische Reiz z. B. ist adäquat für die Tastzellen und in der Form des Schalles für die Hörzellen; daneben ist er aber auch ein allgemeiner Reiz von erheblicher Wirkungsbreite und analoges gilt für den thermischen und

[1]) Als speziellere Bezeichnungen für die innere und äußere Reizung der „rezeptorischen“, nämlich sensibeln und sensorischen, Teile des Nervensystems sei hier noch die „Propriozeption“ und die „Exterozeption“ genannt. Über diese und einige verwandte Begriffe siehe TH. BEER, A. BETHE und J. V. UEXKÜLL, Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Biolog. Centralbl., Bd. 19, S. 517, 1899; ferner C. S. SHERRINGTON, The integrative action of the nervous system. London 1908.

[2]) Siehe S. 62 Anm. 3.

[3]) In einem weiteren Sinne kann man wohl auch von einer spezifischen Lichtempfindlichkeit verschiedener anderen Zellen und Zellbestandteile sprechen.

chemischen Reiz. Und selbst das gewöhnlich nicht zu den allgemeinen Reizen[1]) gerechnete Licht kann außer den Sehzellen noch die verschiedenartigsten anderen reizbaren Substanzeu wie Epidermiszellen, Pigmentzellen, glatte Muskelfasern, Protozoen, grüne Pflanzenzellen, Bakterien usw. affizieren[2]). Nur eine Energieform gibt es, die trotz ihrer umfassenden Rolle als allgemeiner Reiz nicht als spezifischer aufzutreten vermag, nämlich die elektrische Energie; das kommt daher, daß wir kein ihr adäquates spezifisch elektrizitätsempfindliches Sinnesorgan besitzen.

Die Begriffe der natürlichen und künstlichen Reize sind noch schwieriger gegeneinander abzugrenzen. Für die natürlichen Reize müssen wir die Definition so wählen, daß sie etwa den folgenden Reizungsvorgängen gerecht zu werden vermag: Der Reizung der motorischen Neurone der Großhirnrinde[3]) bei willkürlichen Bewegungen, der Reizung der reflektorisch erregten motorischen und sekretorischen Neurone, den propriozeptiven[4]) Reizungen, der adäquaten Reizung der Sinnesorgane und der Reizung von Nervenzentren durch vorübergehende physiologische[5]) Änderungen der Blutbeschaffenheit, wie sie z. B. bei übermäßiger Muskeltätigkeit durch Anhäufung von Stoffwechselprodukten erfolgt und zur Reizung des Atemzentrums[6]), des Zentrums des Nervus accelerans cordis usw. führt. Demnach wären natürliche Reize solche, die durch zwei Merkmale charakterisiert sind: Einerseits üben sie Wirkungen aus, die in den Rahmen der durchschnittlichen normalen Lebenserscheinungen eines lebendigen Systems hineinpassen, und andererseits greifen sie an denjenigen Punkten eines lebendigen Systems an, die entsprechend dem Bau des letzteren als die normalen Empfangsstationen solcher den physiologischen Funktionen von Zellen, Geweben und Organen dienenden Reize eingerichtet sind. Ausgeschlossen werden durch diese Definition

[1]) Bei „allgemeinen Reizen“ denkt man meistens an die typischen „allgemeinen Muskel- und Nerven-Reize“, zu denen das Licht nicht gezählt werden kann.

[2]) Siehe hierüber P. JENSEN, Die physiologischen Wirkungen des Lichtes. Vortrag. Gesellschaft Deutscher Naturforscher u. Ärzte. Verhandlungen 1903. Allgemeiner Teil. Leipzig 1903.

[3]) Wir müssen annehmen, daß die Reize hierbei von solchen anderen kortikalen Erregungen geliefert werden, die mit Vorstellungen, Überlegungen, Willensimpulsen usw. verbunden sind.

[4]) Siehe oben S. 64 Anm. 1.

[5]) „Physiologisch“ im Gegensatz zu Änderungen durch Krankheit, Vergiftung usw.

[6]) Siehe auch oben S. 55 f.

und daher zu den künstlichen Reizen gestellt alle die Sinnesorgane treffenden inadäquaten Reize, alle auf Nervenfasern mit Umgehung ihrer normalen reizübermittelnden Vorrichtungen einwirkenden (allgemeinen) Reize und alle nicht zu den gewöhnlichen, durchschnittlichen Lebensbedingungen[1]) zu zählenden Reize, die auf die verschiedensten Zellen und Gewebe einwirken können. Was wir hierzu rechnen sollen, ist freilich im einzelnen nicht immer leicht zu entscheiden. Doch dürfte die angedeutete ungefähre Grenzbestimmung für uns hier ausreichend sein.

XVII. Schluß

Noch während der Abfassung dieser Schrift, deren Inhalt mich seit vielen Jahren beschäftigt, habe ich immer wieder bei den verschiedensten Gelegenheiten die Notwendigkeit einer Klärung der hier behandelten Begriffe auf das lebhafteste empfunden. Und ich möchte wünschen, daß alle diejenigen Autoren, die von den hier diskutierten Begriffen und Ausdrucksweisen Gebrauch zu machen haben, meine Vorschläge zunächst einmal als Ausgangspunkt benutzen, im Falle der Zustimmung für ihre Verbreitung sorgen und im übrigen vermöge ihrer eigenen Erfahrungen verbessernd, ergänzend- und klärend eingreifen. Die Hauptvoraussetzung für ein Gelingen dieses Planes besteht darin, daß ein Bedürfnis für eine Klärung vorhanden ist; und dieses kann nicht fehlen. Die wichtige zweite Voraussetzung, daß nämlich gangbare Wege gezeigt werden, habe ich zu erfüllen mich bemüht, indem ich mich der systematischen Durcharbeitung dieses Gebietes unterzogen habe.

Eine Förderung dieser Bestrebungen dürfte entsprechend den einleitenden Bemerkungen zunächst von Verfassern von Lehrbüchern, Handbüchern, monographischen Abhandlungen u. dgl. sowie von akademischen Lehrern zu erwarten sein, denen daran gelegen sein muß, den Wert und die Brauchbarkeit ihrer Darstellungen durch eine Anwendung möglichst zweckmäßig und klar formulierter Begriffe und möglichst allgemein angenommener und verständlicher Bezeichnungen zu erhöhen. Aber auch für den Forscher ist Klarheit im Bereich dieser wichtigen Begriffe erforderlich. Denn wir vermeiden auf diese Weise eine unnötige Erschwerung gegenseitigen Verstehens, wir können ferner durch ge-

[1]) Siehe hierüber oben S. 21ff. und 50.

naue begriffliche Untersuchungen zu neuen Fragestellungen und Einsichten geführt werden und endlich ist auch für eine richtige Wiedergabe der Tatsachen begriffliche Klarheit notwendig. Nur letzteres sei an einem Beispiel von vielen erläutert: Wir haben oben bei der Beurteilung der Ansichten über die Automatie des Herzens gesehen, wie die unbegründete Auszeichnung einzelner Automatiebedingungen vor den übrigen zu einer schiefen Darstellung der Tatsachen führt[1]).

Neben den Begriffen, für die ich hier besondere Definitionen empfohlen habe, wie für den allgemeinen Reizbegriff, die Begriffe des typischen und atypischen Reizes u. a., möchte ich die Aufmerksamkeit besonders auf eine Reihe schon längst in der Naturwissenschaft verwendeter und auch für die Biologen sehr brauchbarer Begriffe und Bezeichnungen zurücklenken, wie auf die chemisch-physikalischen Begriffe der Systembedingungen, Maschinenbedingungen u. a. Außerdem sei dann noch an eine Anzahl von Begriffen erinnert, deren Herausarbeitung durch die Reizdefinition nötig wurde und die mir für das ganze Gebiet der allgemeinen Physiologie klärend und vielanwendbar erscheinen, nämlich die Begriffe der reizbaren Substanz, der plasmatischen Änderungen u. a.

Endlich gebe ich dem Wunsche Ausdruck, daß meine Ausführungen das Verständnis für die Wichtigkeit begrifflicher Untersuchungen der vorliegenden Art, die mit dem Fortschritt unserer biologischen Erkenntnis in engster Wechselwirkung stehen, recht nachhaltig fördern möchten.

---

[1]) Siehe oben S. 59.

Register

